



FLORA

ODER

ALLGEMEINE BOTANISCHE ZEITUNG.

FRÜHER HERAUSGEGEBEN
VON DER
KGL. BAYER. BOTANISCHEN GESELLSCHAFT IN REGENSBURG.

NEUE FOLGE. VIERTER BAND.

(DER GANZEN REIHE 104. BAND.)

HERAUSGEBER: DR. K. GOEBEL
PROFESSOR DER BOTANIK IN MÜNCHEN.

MIT 13 TAFELN UND 145 ABBILDUNGEN IM TEXT.



JENA
VERLAG VON GUSTAV FISCHER
1912.

Inhaltsverzeichnis.

Heft I, pag. 1—84 erschien am 23. Dezember 1911
„ II, „ 85—166 „ „ 1. März 1912
„ III, „ 167—308 „ „ 17. Juli 1912
„ IV, „ 309—446 „ „ 1. Oktober 1912.

Untersuchungen über die Beeinflussung der Euphorbia Cyparissias durch Uromyces Pisi.

Von G. Tischler.

(Mit 26 Abbildungen im Text.)

I.

In den letzten Jahren hat man sich, dank den Erfahrungen der „kausalen Morphologie", bewußter dem Problem zugewandt, ob und wie bei Erzeugung von Metamorphosen der Vegetationspunkt und die an ihm neuangelegten jungen Organe „umgestimmt" werden können. Da fand man dann vielfach, daß selbst Organe, die man früher direkt von dem Wechsel der Außenbedingungen beeinflußt glaubte, bereits als erste Anlagen eine andere Entwicklungsrichtung erfahren. Ich brauche hier nur an die Studien von Nordhausen[53]) über Sonnen- und Schattenblätter zu erinnern, für die schon die Beleuchtungsverhältnisse entscheidend sind, welche auf die von dicken Tegmenten umhüllten Knospen einwirken. Klebs[30]) (pag. 92 ff.) hat vor wenigen Jahren die Faktoren zusammenfassend behandelt, welche „Anomalien" erzeugen können. „Mit mehr oder minderem Recht" findet man nach diesem Autor dafür Parasiten, Verletzungen und Ernährungsverhältnisse (zu starke oder zu geringe Ernährung) angegeben. „Da die gleichen Anomalien sowohl durch Parasiten wie durch Ernährungsänderungen herbeigeführt werden, so liegt es nahe, auch die Wirkungen der Parasiten auf Ernährungseinflüsse zurückzuführen. Ein gewisser Unterschied zeigt sich darin, daß man nach den bisherigen Erfahrungen künstlich Anomalien nur durch Änderungen der allgemeinen Ernährungsbedingungen hervorrufen kann, während die Wirkung der Parasiten meistens, wenn auch nicht immer, lokaler Natur ist." Trotzdem wird auch da, wo wir eine gewisse „Fernwirkung" des Parasiten anzunehmen gezwungen sind, nach unseren bisherigen Kenntnissen niemals eine unbegrenzte „Umstimmung" des Vegetationspunktes oder der Meristeme überhaupt zu statuieren sein.

Die Beeinflussungen, die pflanzliche oder tierische Parasiten an einem Organe vornehmen, werden als „Gallen" bezeichnet, sofern in ihnen irgend ein symbiontisches Verhältnis zwischen den beiden einander artfremden Organismen eingegangen ist (siehe Küster[31]), pag. 190). Nun ist für tierische Bildner „organoider" Gallen, wie die ausgedehnte

Literatur ergibt, mehrfach bekannt geworden, daß der Vegetationspunkt selbst oder die Gewebe unmittelbar darunter durch die entsprechenden Reizstoffe infiziert werden können. Wir wissen auch, wie verschieden die pflanzlichen Gewebe darauf reagieren; so gehen sie z. B. bei Beeinflussung des Vegetationspunktes von Prunus Padus durch gallenerzeugende Milben einfach zugrunde [Appel[1]), pag. 101], während in anderen Fällen sich nur Hemmungen des Wachstums oder Produktionen abnormer Anhangsgebilde einfinden. Appel schildert einen solchen Fall genauer für die „Wirrzöpfe der Weiden" (pag. 131). Im Grunde des infizierten Salix-Fruchtknotens entsteht hier ein neuer Vegetationspunkt, der bald seine normale Entwicklungsfähigkeit verliert. Er vermag sich nicht mehr zu strecken, während er fortgesetzt noch Blattanlagen produziert, „so daß die ganze Umbildung aus einer Häufung von Blättern besteht, in deren Achseln sich immer wieder neue Vegetationspunkte bilden". Auch die neuesten Studien von van Leeuwen-Reijnvaan[34]) wären hier zu nennen, liefern sie uns doch ein noch besseres Beispiel für formative Beeinflussung eines Vegetationspunktes durch einen tierischen Gallenerreger. Die oberirdischen Sprosse von Psilotum wurden durch die Cocciden nämlich in Gebilde umgewandelt, die den unterirdischen Rhizomen glichen!

Appel betont ausdrücklich — und das gleiche muß wohl auch für die Psilotum-Gallen gelten —, daß es sich hierbei um Fernwirkungen handele, daß also das Gift von Zelle zu Zelle hindurch diffundieren müsse, oder der Stoffwechsel sonstwie successive in ihnen verändert werde. Das ist von prinzipieller Wichtigkeit, denn für pflanzliche Gallenbildner habe ich mich aus der vorliegenden Literatur nicht überzeugen können, daß ähnliche Fernwirkungen für die Gewebe an Vegetationspunkten beschrieben sind. Hier erscheint vielmehr die unmittelbare Nähe des die Meristeme „umstimmenden" Parasiten eine unerläßliche Voraussetzung für eine formative Beeinflussung zu sein. So ist, um nur ein auch von Küster[31]) (pag. 209) und v. Goebel (in seiner Organographie[17]) (pag. 167) zitiertes Beispiel heranzuziehen, bereits 1892 von Giesenhagen[16]) (pag. 152) darauf aufmerksam gemacht, daß bei den Hexenbesen, die von Taphrina Laurencia auf Pteris-Blättern hervorgerufen werden, eine Blattfieder sich völlig normal gegen die Regel ausbildet, sofern zufällig eine Pilzhyphe einmal nicht hineingelangt. Und so könnten wir auch z. B. bei dem Durchblättern des Klebahn'schen[28]) Buches über die Uredineen oder anderer ähnliche Fragen behandelnden Arbeiten leicht die Beispiele häufen, wowonach jegliche formative Beeinflussung der Meristeme aufhört, sowie der

pflanzliche Parasit nicht unmittelbar daneben ist. Ein Weiterleiten der Stoffwechselveränderung in irgend einer Form scheint für Vegetationspunkte nirgends vorzukommen, während es doch für ältere Gewebe bekannt ist, wie z. B. die Gallen von Synchytrium pilificum auf Tormentilla-Blättern zeigen, auf die Küster[31]) (pag. 108ff., 212) hinweist*). Ferner wissen wir durch Baurs[3]) Untersuchungen über die Malvaceen-Chlorose, daß durch Verkoppelung zweier Einzelindividuen zu einem neuen, wofern das eine nur eine gewisse „Stoffwechselerkrankung" aufweist, auch das andere dauernd beeinflußt werden kann (wenn die äußeren Verhältnisse wie z. B. das Licht die gleichen bleiben), so daß sich vielleicht auch einmal ein pflanzlicher Parasit finden wird, der gleiches erreicht. Ein Weg, der wenigstens äußerlich zu dem nämlichen Resultat einer dauernden Umstimmung führen müßte, wäre der, daß die Vereinigung der beiden Lebewesen — etwa wie bei der Algen- und Pilzsymbiose im Flechten-Thallus — so fest unter normalen Außenbedingungen bleibt, daß eine Trennung nie oder fast nie stattfindet.

So innig denkt sich z. B. Eriksson diese Vereinigung in seiner viel umstrittenen Mykoplasmatheorie (s. die historische Darstellung der Lehre[8])**), von solch intimer Symbiose wissen wir auch aus den Untersuchungen von Zeijlstra[73]) über Oenothera nanella oder von Miehe[46]) über Ardisia. Bei Oenothera ist durch das Zusammenleben mit dem Micrococcus eine weitgehende formative Wirkung hervorgerufen, bei Ardisia hat das Bakterium nur besondere Knoten am Blattrand produziert, die früher als Eiweißdrüsen bezeichnet wurden. Gar keine sichtbare Beeinflussung der Wirtspflanze kennen wir von dem eigenartigen Lolium-Pilz, der während der ganzen Ontogenese mit Lolium temulentum in inniger Symbiose lebt.

Auch unter den höheren Pilzen, so gerade bei der von Eriksson studierten Familie der Uredineen, gibt es nun Spezies, für die ziemlich allgemein in den befallenen Exemplaren eine so feste Verbindung der Hyphen mit den Bildungsgeweben der Wirtspflanze angenommen wird, wie zwischen Oenothera nanella und den „Zooglöen", d. h. für die nur

*) Siehe aber Küster[31]) (p. 109): „Welche Faktoren darüber entscheiden, ob lediglich die Nährzelle des Parasiten hypertrophiert oder ob daneben auch andere Zellen abnormales Wachstum und Teilungen erfahren, ist noch nicht ausreichend klar".

**) Über meine Mitarbeit vor zirka einem Jahrzehnt bei den Versuchen Erikssons diese Theorie cytologisch zu begründen siehe Tischler[64]). Ich möchte auch an dieser Stelle noch dankbar der so vielen Anregungen auf dem Gebiete der Mykologie gedenken, die ich während zweier Sommer in Prof. Erikssons Laboratorium genoß, auch wenn ich der cytologischen Begründung der Mykoplasmatheorie nicht mehr zu folgen vermag.

„zufällig“ einmal eine Trennung möglich erscheint. Ein beliebtes und oft zitiertes Beispiel bietet uns Euphorbia Cyparissias, die durch Uromyces Pisi *) formativ so beeinflußt ist, daß sie früher ebenfalls als selbständige Art unter dem Namen: E. degenerata beschrieben werden konnte.

Mir fiel es nun schon vor Jahren auf, daß unter bestimmten Außenbedingungen sich die Euphorbien anscheinend immer in den oberen fortwachsenden Teilen vom Pilze emanzipieren können. Besonders instruktiv sah ich dies einmal (13. Juni 1905) in einem kleinen feuchten Tal in der Nähe des Donon (Nordvogesen). Hier waren auf weite Strecken sämtliche Euphorbien dem Pilz „entwachsen“; in den unteren Teilen der Sprosse wiesen sie die dicken durch den Pilz veränderten Blätter auf, in den obersten zeigten sie keine Spur mehr davon. Klebahn [28]) erwähnt in seinem Buche über die wirtswechselnden Rostpilze unser ganzes Problem überhaupt nicht. Auf eine Anfrage von mir hatte er die Freundlichkeit mir mitzuteilen **), daß seines Wissens außer der Literatur, die sich um die fungiziden Wirkungen der sogenannten „Bordeauxbrühe“ gruppiere, nur eine kleine Abhandlung von Hennings [22]) anzuführen sei. Der verstorbene Berliner Mykologe hat hier eine Reihe von eigenen Erfahrungen zusammengestellt, aus denen hervorzugehen scheint, daß auch Pflanzen, die von perennierendem Ustilagineen- oder Uredineen-Myzel total durchzogen wurden, „gesunden“ konnten, d. h. nach einigen Jahren irgendwie den Pilz aus ihrem Vegetationskörper herausgebracht haben mußten, da er sich äußerlich nie mehr manifestierte.

---

*) Neuere Untersuchungen haben gezeigt, daß das „Aecidium Cyparissias“ außer in den Formenkreis von Uromyces Pisi auch in den von U. Astragali (Opiz) gehören kann [s. E. Jordi [25])]. Ja diese Spezies ist noch in die beiden Arten: Uromyces Euphorbiae Astragali (Uredo- und Teleutosporen auf Astragalus und Oxytropis) und U. Euphorbiae corniculati (Uredo- und Teleutosporen auf Lotus) getrennt worden. Jordi bemerkt aber ausdrücklich, daß in beiden Fällen die Aecidien und Pykniden denen von Uromyces Pisi durchaus gleichen. Wenig geklärt erscheint auch die alte Angabe Schröter's über „Uromyces striatus“ [s. Klebahn [28]) p. 330—331]. Für unsere Fragestellung ist jedoch die genauere Feststellung des Entwicklungskreises, in den jedesmal die Aecidien-Generation gehört, weniger von Interesse, da für diese irgendwelche prinzipiellen Unterschiede nicht angegeben werden. Nur können die Deformationen der Wirtspflanze in ihrer „Intensität“ etwas verschieden sein, z. B. je nachdem bei Uromyces Pisi die Teleutosporen auf Vicia cracca oder auf Lathyrus pratensis reiften. Ich habe demzufolge auch keine diesbezüglichen Untersuchungen angestellt, meine Kulturen aber nur mit Material von einem und demselben Standort angesetzt.

**) Laut Brief vom 29. April 1908: „Es ist mir aber nicht genau erinnerlich, wie weit der betreffende Gedanke in der Literatur festgelegt ist.“

Mikroskopische Untersuchungen hat Hennings nicht gemacht. Für Uredineen nennt er Peltandra virginica, befallen von Aecidium importatum, sowie Ornithogalum nutans und umbellatum, die von Puccinia Liliacearum infiziert waren. Unsere Euphorbia Cyparissias wird gar nicht berührt. Doch fand ich, daß schon de Bary[2]) (1863) lange vor Hennings sowohl für diese uns hier näher interessierende Spezies, wie für andere Arten mit perennierendem Myzel angibt, daß aus unbekannten Gründen plötzlich das Myzel aufhören könne zu wachsen (pag. 97). Es kann die Wirtspflanze dann „produire des organes intacts, plus ou moins nombreux, mêlés à ceux que le parasite a envahis; il peut aussi arriver que toutes ses pousses soient intactes, tandisque celles de l'année précédente étaient envahies par l'endophyte". Aber sowohl diese allgemeinen Angaben, wie die von Pfeffer in seiner Pflanzenphysiologie (55, II, pag. 210) („Demgemäß findet man zuweilen einen einzelnen Sproß, in den der Pilz niemals eindringt, in normaler Form ausgebildet"), erörtern die Frage nicht näher, wie und weshalb ein befallener Sproß sich durch Weiterwachsen vom Pilzmyzel befreien kann.

Speziellere Daten entdeckte ich außer einem kleinen Zitat bei Frank*)[13]) (pag. 146) für Euphorbia in der mir zugänglichen Literatur nur bei Massalongo[45]) und E. Fischer[10]). Der erstere hier zu nennende Passus lautet: „Altro germoglio sterile, solo in parte infetto dal fungo e non arrestato nel suo allungemento. Dalla base fino oltre la metà di sua altezza, portava foglie ipertrofiche, colla fruttificazione del parassita, mentre quelle inserite alla sua estremità erano normali, perchè esenti da infezione. Va notato che lo stesso esemplare era fornito di alcuni rami, i quali sebbene nascessero dall'ascella di foglie alterate dal fungillo, tuttavia portavano foglie di forma normale. Questo germoglio sterile fu raccolto ai 14 di Giugno del 1893 presso Tregnago (prov. di Verona) ed è probabile che, a motivo della stagione avanzata, il micelio ibernante non abbia potuto raggiungere ed influenzare a tempo opportuno le foglie dell'estremità del fusto e suoi rami, prima che avessero sorpassato quella fase di sviluppo propizia alla loro infezione".

Die zweite Notiz ist in einem Aufsatz von E. Fischer[10]) enthalten. „Ausnahmsweise kann es allerdings auch vorkommen, daß ein so deformierter Sproß sich verzweigt. Dabei sind die Zweige entweder in gleicher Weise wie die Hauptachse anormal ausgebildet, oder

*) „Der Sproß schließt in dieser Form ab" (d. h. die Blätter bleiben pilzbefallen), „selten wächst seine Endknospe später unter Bildung normaler Sprosse weiter . . . Bald nachdem die Sporen gereift sind, sterben (scil. normaler Weise) die Sprosse ab."

sie können normal entwickelt sein. Letzteres kann nur so erklärt werden, daß das Myzel vielleicht im Sommer langsamer wächst und



Fig. 1 *a*. Sprosse von Euphorbia Cyparissias, die in ihren oberen Teilen sich vom Pilz emanzipiert haben. (Gesammelt bei Türkheim, Ober-Elsaß, Juni 1911).



daher dem Wachstum der Seitenzweige nicht zu folgen vermochte: die Seitenzweige des kranken Triebes entwachsen gleichsam dem Myzel".

In Fig. 1 *a* haben wir ein typisches Bild für ein „Entwachsen" der Sprosse aus dem Bereich des Myzels. Die Pflanzen stammten aus der freien Natur, von Türkheim im Ober-Elsaß. Fig. 1 *b* mag noch das Auswachsen von pilzfreien Achselsprossen demonstrieren, die sich infolge eines künstlichen Fortschaffens des Hauptvegetationspunktes gestreckt hatten.

Zwei Gründe dürften dafür in Betracht kommen, daß die Häufigkeit der Emanzipation vom Pilz so selten

Fig. 1 *b*. Desgleichen. Nach Entfernung des Vegetationspunktes der Hauptachse sind innerhalb von 2 Wochen 5 Achselknospen zu jungen Trieben ausgewachsen. Alle sind anscheinend völlig pilzfrei.

erkannt ist. Einmal werden sicher die im Freien wachsenden Euphorbien durch den Pilz so geschwächt sein, daß sie deshalb oder durch die Nachbarpflanzen vorzeitig unterdrückt werden und aus diesem zufälligen Grunde gar nicht in die Lage kommen, ihre Befähigung zur Produktion von normalen Blättern mehr zu offenbaren. Würde es möglich sein, die Wirtspflanzen sekundär wieder so zu kräftigen, daß sie überhaupt weiter wachsen können, so müßten sie, wie wir sehen werden, sämtlich die Befreiung vom Pilze aufweisen. Bei Isolieren eines pilzbefallenen Stockes durch Versetzen in einen Blumentopf fällt die störende Konkurrenz weg, die Ernährung wird eine bessere und die Sprosse können ungestörter ihre „Potenzen" entfalten. Wo zufällig die Pflanzen luxuriieren, wie in den oben genannten Standorten am Donon oder bei Türkheim finden wir dann ganz dieselben Erscheinungen wie bei unseren Topfkulturen.

Der zweite Grund ist aber sicher der, daß überhaupt derartige Übergangsformen mit unten verpilzten, oben pilzfreien Blättern sich nur relativ kurze Zeit vorfinden, da die unteren Blätter bald, und zwar früher als bei den nicht infizierten Stöcken, absterben und abfallen. So muß man schon sehr genau zuschauen, wenn man ohne weiteres einer Pflanze im Spätjahr ansehen will, ob sie in ihrer früheren Jugend pilzbefallen war. Ist einmal der Blick geschärft, findet man bald diese Individuen auch im Freien heraus. Und das gilt nicht bloß für Euphorbia Cyparissias, sondern auch für E. Esula und Gerardiana.*)

Die Photographie in Fig. 2 mag uns einen Stock von Euphorbia Cyparissias aus meinen Kulturen zeigen. Die Pflanze war pilzbefallen im Frühjahr 1908 aus dem Freien (Neckarufer bei Heidelberg) in einen Blumentopf gepflanzt und hatte noch im April 1910 wieder sämtliche Sprosse mit Pilzpusteln bedeckt. Bei einer Revision am 27. Mai waren dann einige Triebspitzen pilzfrei und am 17. Juli, an welchem Tage sie photographiert wurde, sah sie annähernd normal aus. Nur die Tatsache, daß ziemlich weite Strecken der Stämmchen gänzlich frei von Blättern waren,

---

*) Nach den vorliegenden Angaben von Klebahn[28]) (p. 330) würden die Aecidien von der ersteren Art wahrscheinlich zu Uromyces Pisi, die der zweiten dagegen nach E. Fischer[11]) (p. 139 ff.) zu Uromyces caryophyllinus (Schrank) Winter gehören. Eine Angabe von W. Müller[50]), nach der das „Aecidium Euphorbiae Gerardianae" in dem Entwicklungskreis eines Pilzes sich finden sollte, dessen Teleutosporen auf Ononis rotundifolia auskeimen, dürfte nach E. Fischer auf eine unbeabsichtigte Vermengung des Infektionsmateriales mit Sporen von Aecidium Cyparissias zurückzuführen sein. Freilich wäre dabei noch zu bedenken, daß letztere Papilionacee bisher noch nicht als sicherer Teleutosporenwirt für Uromyces Pisi bekannt ist. Die genauere Spezialisierung verdient jedenfalls noch weitere Untersuchung.

vermag dem schärfer Zublickenden zu verraten, daß wir es ursprünglich mit einer durch und durch infizierten Pflanze zu tun hatten.



Fig. 2. Euphorbia Cyparissias vom Pilz befallen; z. Zt. der photographischen Aufnahme äußerlich keine Spur von Pilzdeformation zu erkennen.

Durchaus nicht nötig hingegen, worauf schon Pfeffer aufmerksam macht, ist, daß nun immer in sämtliche Knospen das Myzel eindringt. Neu austreibende Knospen, namentlich während des Spätjahres, lassen z. B. kaum eine Spur von Pilzinfektion erkennen*). Das gilt in gleicher Weise für die Knospen am Rhizom wie an den oberirdischen Trieben.

Ich habe noch im Frühjahr 1911 genauer auf diesen Punkt geachtet, indem ich eine Anzahl von pilzbefallenen Euphorbien aus dem Freien (nahe dem Neckarufer bei Heidelberg) ohne jede besondere Auswahl mit ihren Rhizomen ausgrub und untersuchte, wie viele der ausgetriebenen Sprosse sich im ersten Frühling vom Pilz infiziert zeigten, wie viele nicht. Im folgenden sei eine Übersicht davon gegeben.

Nr.	Zahl der ausgetriebenen Sprosse	davon pilzbefallen	nicht pilzbefallen
1	8	3	5 (sämtlich mit Blütenknospen)
2	5	5	—
3	4	4	—
4	5	5	—
5	18	15	3 (ohne Blüte)
6	4	1	3 (2 davon mit Blüte)
7	9	9	—
8	11	11	—
9	16	16	—
10	12	12	—
11	15	15	—
12	19	19 (ohne jede Blütenknospe)	—
13	7	6	1 (ohne Blüte)
14	7	7	—
15	6	6	—
16	6	6	—
17	3	3	—
18	6	6	—
19	15	12	3 (ohne Blüte)
20	24	23	1 (ohne Blüte)
21	16	16	—
22	4	4	—
23	7	7	—
24	8	8	—
25	5	5 (davon bei 3 Pilz in die Blütenstände gelangt)	—

*) Wie leicht die sonst ruhenden Knospen selbst an abgeschnittenen Stengeln im Glase Wasser austreiben können, zeigte mir das in Fig. 1 b abgebildete Beispiel,

Von den 25 willkürlich herausgegriffenen Euphorbia-Rhizomen zeigten sich also sechs, das wären 24 %, in einzelnen Sprossen pilzfrei. Nur zwei Individuen waren dabei noch so kräftig geblieben, daß sie Blütentriebe entwickeln konnten. Von den 224 gezählten pilzbefallenen Sprossen an den 25 Exemplaren hatten aber nur drei die Möglichkeit besessen, trotz der Parasiten einen Blütenstand anzulegen, und diese drei befanden sich an einem und demselben Euphorbia-Rhizom.



Fig. 3. Im Warmhaus getriebene junge Euphorbiasprosse, die obersten Blätter sind dabei ganz pilzfrei geworden.

Wenn ich pilzbefallene Stöcke von Euphorbia Cyparissias im Topf über den Winter hielt, so war jedesmal ein größerer Prozentsatz von ihnen abgestorben. Der Pilz muß die Rhizome offenbar in ihrer Entwicklungsfähigkeit zu sehr geschwächt haben*). Gesunde Individuen sind dagegen unverwüstlich in ihrer Lebenskraft und lassen sich sehr leicht in Töpfen kultivieren. Immerhin vermochte ich auch von den pilzkranken einen größeren Teil im Frühjahr zum Austreiben zu bringen.

---

bei dem ich den Vegetationspunkt mit den jüngsten Blättern am 12. Juni fortpräpariert hatte; die Photographie wurde am 27. Juni aufgenommen.

*) Genauere Untersuchungen darüber, wie lange überhaupt das Myzel in den Rhizomen persistieren kann, liegen nicht vor; de Bary berichtet nur von zweimaligem Wiederauftreten des Pilzes an den oberirdischen Sprossen einer befallenen Euphorbia in seinen Topfkulturen. Ich selbst habe auch nicht länger Rhizome im Topfe halten können. So waren kräftige Pflanzen, die 1908 pilzbefallen eingepflanzt wurden, somit mindestens 1907 infiziert waren, noch während des Sommers 1909 und 1910 am Leben. Der größte Teil der Sprosse war jedesmal vom Myzel durchzogen, die Blätter wiesen die typischen Deformationen auf. 1911 waren die noch im Jahre vorher kräftigen Stöcke indes abgestorben.

Wie wir durch die Untersuchungen von de Bary[2]) und vor allem durch Jordi[26]) wissen, welcher zuerst die Frage experimentell behandelte, werden die Wirtsknospen schon im Jahre vor ihrem Austreiben von den keimenden Teleutosporen des Uromyces infiziert. Das Myzel ruht in ihnen und wächst erst aus, wenn auch die Knospen sich weiter entwickeln. Stellte ich die von mir näher zu untersuchenden infizierten Euphorbia-Stöcke im Januar ins Warmhaus, so ging das Austreiben ihrer Knospen sehr viel schneller vor sich als normal, ebenso die Sporen-Entwicklung der Pilze. Dadurch blieben die weiteren, vom Vegetationspunkt gebildeten Blätter pilzfrei. So verbrachte ich einen Topf am 25. Januar 1908 ins Warmhaus; am 3. Februar schon zeigten sich die ersten Pyknidenpusteln und am 14. März bereits waren die obersten Blätter rein. Der Gegensatz zwischen den beiderlei Blattformen wird uns gut in Fig. 3 dargestellt, die eine solche, im Warmhaus getriebene Pflanze repräsentiert. Dieses Austreibenlassen von pilzfreien Blättern glückte mir jeder Zeit durch Versetzen der Euphorbia unter die feucht-warmen Außenbedingungen eines Warmhauses, sofern nur überhaupt die Sprosse noch wuchsen. Wenn ich Pflanzen aus dem Freien hereinholte, die bereits mehr oder weniger ausgewachsen waren und ihre Blätter vom Pilz infiziert zeigten, so starben häufig die oberirdischen Sprosse total ab. Daß aber auch hier noch prinzipiell das gleiche sich zeigen kann wie bei den jüngeren austreibenden Sprossen, mag uns folgender Fall beweisen.

Ich versetzte am 8. April 1911 die vorhin unter Nr. 25 angeführte völlig pilzbefallene Euphorbia ins Warmhaus. Der Stock war so kräftig, daß er drei Blütenstände getrieben hatte und in alle war der Pilz hinaufgestiegen, so daß nicht nur die Deckblätter, sondern selbst die männlichen und weiblichen Blüten äußerlich mit zahlreichen Aecidienpusteln bedeckt waren. Ein Weiterwachsen des endständigen Vegetationspunktes war ja nun kaum zu erwarten, aber schon am 17. April hatten sich aus den sonst ruhenden Achselknospen der obersten Laubblätter mehrere vegetative Triebe entwickelt, fünf, drei und zwei, von verschiedener Länge. Alle waren völlig pilzfrei und die Blätter ganz normal (Fig. 4). Die Sprosse erwiesen sich absolut kräftig und vermochten noch lange weiter auszutreiben. Schon Anfang Mai war die Pflanze zu einem gesunden, in den oberirdischen Teilen äußerlich gänzlich pilzfreien buschigen Stock herangewachsen.

Ein gleiches Austreiben von Seitentrieben, nachdem der oberste Teil der primären Achse mit dem Vegetationspunkt vertrocknet war, bemerkte ich bei meinen im Warmhaus gehaltenen pilzinfizierten Euphor-

bien auch sonst noch öfter. Immer aber war nur die Kräftigkeit des Individuums, nicht seine Entwicklungsphase die Ursache für die Pilzfreiheit geworden. Auch mit der Verzweigung an sich in vorgerückteren Altersstadien hängt sie jedenfalls nicht zusammen. Wenn durch die Innen- oder Außenbedingungen das Pilzmyzel überhaupt noch zu wachsen fähig ist, kann es auch die austreibenden Seitentriebe infizieren, ob sie vegetativ bleiben oder Infloreszenzstiele darstellen. Ein Bild (nach einem 1907 gesammelten und dann getrockneten Exemplar), Fig. 5, beweist uns dies. Hier sehen wir von der Hauptachse eine ganze Reihe Seitentriebe ausgehen und alle haben die typischen pilzdeformierten Blätter*). Die Nichtverzweigung der vom Myzel durchzogenen Stämme ist deshalb die Regel, weil schwächere Pflanzen überhaupt das Austreiben der Seitenzweige unterdrücken.



Fig. 4. Euphorbiasprosse, bei denen im Freien der Pilz bis in die Blütenregion gegangen war. Bei dem nachherigen Austreiben der Seitenzweige im Warmhaus blieben diese völlig pilzfrei.

Durch die Warmhauskulturen hatten wir es jedenfalls in der Hand, die Euphorbiensprosse äußerlich zum mindesten pilzfrei zu machen, weil die veränderten Außenbedingungen auf Wirtspflanze und Parasit so einwirken, daß die gegenseitige „Anpassung" dadurch gestört wird.

Schon de Bary [2]) hatte übrigens Versuche ähnlicher Art wie wir angesetzt. So finden wir für Peronospora (pag. 53) und Uromyces appendiculatus (pag. 98) die Angabe, daß bei starker Zufuhr von Feuchtigkeit zu der pilzbefallenen Pflanze „la végétation du parasite et la production de ses touffes fertiles sont accélérées et augmentées très visiblement". Aber er gibt nicht als Konsequenz an, daß nun

*) Siehe auch die Fig. 14 u. 15 bei R. Stämpfli [61]) (pag. 248): Modifizierte oder total vergrünte Blütenstände von Euphorbia Cyparissias.

auch die befallenen Pflanzen in ihren weiteren produzierten Blättern dadurch von dem Pilz sich ganz emanzipieren können*).

Eine zweite Serie von Versuchen ging von dem Gedanken aus, daß es umgekehrt gelingen müßte, durch Verzögerung der Pilzentwicklung auch die Befreiung der Wirtspflanze von ihrem Parasiten zu verzögern.

Nach einer Angabe von Iwanoff[27]) (pag. 276, 280), wonach im Schatten und noch mehr bei gänzlichem Lichtabschluß die Bildung der Aecidiosporen von Puccinia graminis später als bei direkter Sonnenbestrahlung vor sich geht, glaubte ich in völligem Entzug des Lichtes einen wirksamen Faktor in dem von mir gewünschtem Sinne zu entdecken. Ich verdunkelte überwinterte pilzinfizierte Euphorbia-Stöcke unmittelbar nach den ersten Anzeichen ihres Austreibens und erhielt dann bald Pflanzen, wie uns Fig. 6 eine vorstellt. Die Temperatur war dabei genau gleich der, bei welcher ich z. B. die Pflanze von Fig. 3 gezogen hatte, d. h. tags ungefähr 25—27 °, nachts etwas geringer. Die Luft war, wie dies in unseren Warmhäusern so üblich ist, zwar verschieden, aber immer sehr stark mit Wasserdampf erfüllt, oft völlig damit gesättigt.



Fig. 5. Außerordentlich reiche Verzweigung der Hauptachse einer Euphorbia Cyparissias trotz der Pilzinfektion. Alle Seitenzweige noch pilzbefallen.

Trotzdem die Sprosse eine ziemlich große Höhe erreichten, war

---

*) Aus der historischen Einleitung in der Arbeit von Iwanoff[27]) (pag. 266) geht hervor, daß über den Einfluß äußerer Einwirkungen auf den Entwicklungsgang der Uredineen sonst nur „ganz vereinzelte Untersuchungen" vorliegen. Unser Problem wird dabei kaum berührt.

äußerlich vom Pilz noch nichts zu bemerken*). Wenn ich aber dann mit der Verdunkelung aufhörte, traten in wenigen Tagen wieder die pustelbedeckten Blätter zutage. Es war eben die Pykniden- resp. die Aecidien-Bildung nur aufgeschoben, aber nicht dauernd gehemmt. Dieser hemmende Einfluß ließ sich auch bei den späteren Entwicklungsstadien noch deutlich machen. Denn wenn ich Euphorbiapflanzen, die in der freien Natur schon über und über mit Pykniden bedeckt waren, in einen Blumentopf pflanzte und nun im Warmhause verdunkelte, also ebenda, wo sonst, falls überhaupt Wachstum stattfand, sehr bald eine Produktion von pilzfreien Blättern erfolgt war, so wurden die neuen vom Vegetationspunkt erzeugten Blätter nicht pilzfrei. Sie wiesen jedoch äußerlich viel weniger und viel kleinere Pusteln auf als die belichteten. Bei rein äußerer Betrachtung der Lichtsprosse sagt man sich, daß es schließlich auch hier in einzelnen Fällen gelungen sein würde, bei besonders kräftigen Individuen das Pilzwachstum ganz zu hemmen, und die Wirtspflanze gesunden zu lassen. In meiner Kultur starben aber doch alle Sprosse bald ab. de Bary[2] (pag. 98) berichtet nur von Versuchen mit einseitiger Blattbeleuchtung der Sprosse, die von Uromyces appen-

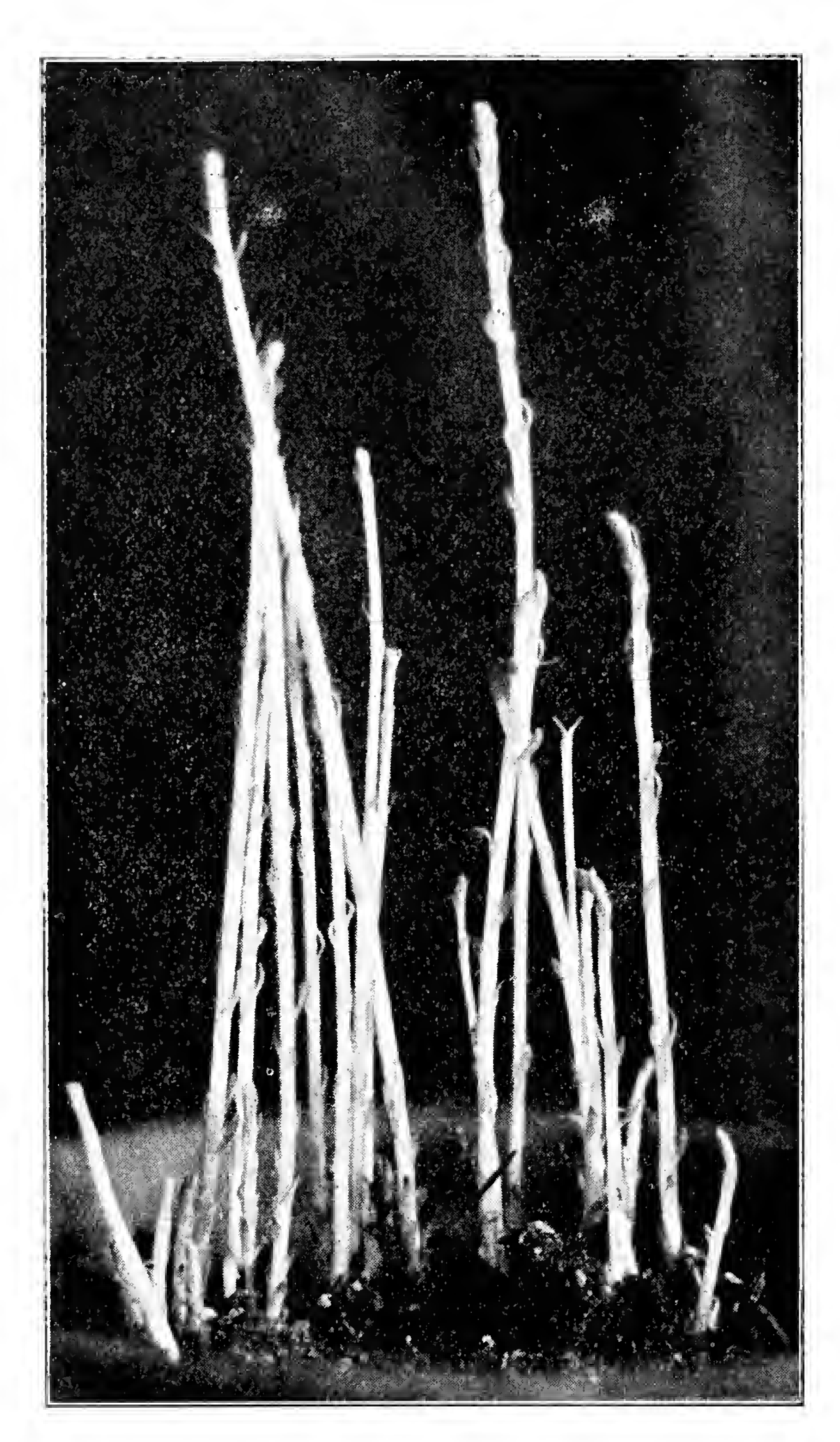


Fig. 6. Euphorbia pilzbefallen, bei Lichtabschluß im Warmhaus getrieben. Äußerlich gar keine Pusteln zu entdecken.

*) Iwanoff sah, daß die Aecidienbildung von Puccinia graminis schließlich auch im Dunkeln sich zeigte. Gleiches hätten mit ziemlicher Sicherheit wohl auch wir bei längerer Dauer der Versuche erreicht.

diculatus befallen waren. Seine Resultate lassen sich für unsere Schlüsse nicht verwerten, da natürlich durch die dünnen Blätter Licht trotzdem in genügenden Mengen hindurchgelangen konnte. Für Peronospora erreichte er (pag. 54) durch ungenügende Bewässerung der Wirtspflanze unter Umständen ein Stehenbleiben der Parasiten, während das Licht ihm hier ganz ohne Einfluß zu sein schien.

Wenden wir uns jetzt zu einigen weiteren „abweichenden" Deformationen, die in der freien Natur beobachtet wurden, so hätten wir mit ein paar Worten dabei auf die Frage einzugehen, ob eine Spätinfektion von Euphorbia Cyparissias möglich ist, d. h. also, ob auch ältere Teile noch Empfänglichkeit für keimende Teleutosporen von Uromyces zeigen. Massalongo glaubt an diese Möglichkeit (45, pag. 160), er beschreibt einen Euphorbiasproß, der in allen Teilen normal war, „soltanto di due di tali rami, i quali erano inseriti in alto, uno portava una sola foglia ipertrofizzata dal fungo, mentre ne erano deformate tutte quelle dell'altro ramo. Il fusto terminavasi con ramificazioni disposte ad ombrello nella maniera tipica per l'infiorescenza di questa specie di euforbia, ma le foglie dell' involucro come pure le brattee dei suoi ramoscelli semplici o variamente divisi, apparivano deformate come al solito. Rilevo però che sopra tali ramoscelli le foglie o brattee mostruose erano molte numerose od embricate (fillomania parassitaria), e fra di essi uno solamente, più corto e meno alterato degli altri portava qualque fiore." Massalongo glaubt nun, daß hier die Infektion von einer der oberen Achselknospen erfolgt sei, lange nachdem die Pflanze schon ausgetrieben hatte, und daß das Mycel dann angegriffen habe, „l'estremità ancor giovanissima di un germoglio, esercitando la sua influenza deturpante dall' alto in basso, fino ad una certa distanza da detta estremità, fin dove cioè, prima del suo arrivo, le foglie avevano di già raggiunto il loro completo sviluppo". Auch ich beobachtete solche Fälle zuweilen, aber sie sind durch zu viele Übergänge mit den normalen verbunden, als daß ich Massalongos Annahme für wahrscheinlich halten könnte. Denn man kann bekanntlich ganz allgemein sehen, daß in den ersten Blättern eines infizierten Sprosses die Blätter immer noch völlig gesund erscheinen und erst von einer gewissen Höhe an sich die Pilzpusteln und damit auch das fahlere Grün und die Deformationen zeigen. Die Erfahrungen von Jordi[26]), daß nach der Infektion das Myzel noch ein Jahr in Ruhe bleibt, sprechen jedoch direkt gegen den italienischen Autor. Wir werden später sehen, daß, selbst wenn in solchen Fällen sich in den unteren Teilen keine Hyphen zeigen sollten, dies nicht für Massalongo zu zeugen braucht.

Die Frage verdient noch eine experimentelle Prüfung, die indes außerhalb des Rahmens unseres Themas lag.

Schließlich sei es mir noch gestattet, auf solche aus der freien Natur stammenden Deformationen hinzuweisen, wie sie in unserer Fig. 7 abgebildet sind. Hier haben wir die unteren und mittleren Blätter am Stamm äußerlich gänzlich pilzfrei, nur an der Spitze häufen sich die Aecidien und Pykniden führenden. Es findet dann aber nach einiger Zeit eine plötzliche Größenabnahme der Blätter statt. Ich erkläre mir diese Fälle so, daß das Wachstum der Sprosse bereits sistiert war, als nochmals wieder bessere Lebensbedingungen einsetzten. In einigen Fällen (so der Sproß rechts), kamen nun aus den Achselknospen neue ganz pilzfreie Sprosse hervor, wie bei unserer Fig. 4, während auch (wie in Sproß links) die Hauptachse weiter wachsen konnte, aber, da der Pilz noch nicht genügend „erschöpft" war, nochmals durch Mycel infiziert wurde.



Fig. 7. Pilzinfizierte Euphorbiasprosse, gesammelt Mai 1905 im Walde bei Kloster Maulbronn (Württemberg). In *a* eine sehr eigenartige, ziemlich plötzliche Größenabnahme der deformierten Blätter. Bei *b* fallen die zahlreichen aus den Achselknospen ausgewachsenen gänzlich pilzfreien Seitensprosse auf.

Unser Résumé aus den bisherigen Darlegungen würde etwa lauten, daß gegen die Norm, wonach Pilz und Wirtspflanze in ihrer Entwicklung parallel gehen, unter bestimmten Bedingungen die pilzbefallenen Sprosse myzelfrei werden können und dann, zum mindesten äußerlich betrachtet, ganz gesund sind. Der Vegetationspunkt selbst

scheint also vom Pilze niemals beeinflußt zu werden. Irgendwelche „Umstimmungen“ der Meristeme müssen erst nach Anlage der Blätter vor sich gehen. Durch Veränderung der Außenbedingungen ist es möglich, die Fruktifikation des Pilzes zu beschleunigen oder zu verzögern. Mit der Bildung der Sporen dürfte sich das Myzel irgendwie „erschöpfen“, denn es vermag jedenfalls nicht weiter in die Euphorbiensprosse zu dringen. Nur von dem „ruhenden“ Myzel des Rhizoms aus würde eine Neuinfektion möglich sein. Ob ein Euphorbiasproß nach Erschöpfung des Myzels wieder gesund weiter wachsen kann, hängt von seiner Kräftigkeit resp. seinen Ernährungsbedingungen ab. Vielleicht könnte aus solchen Folgerungen einmal eine praktische „Therapie“ hergeleitet werden.

II.

Wir wissen aus den Studien von Morgenthaler[49]), daß der Ablauf des Entwicklungszyklus einer Uredinee auch durch den Zustand der Wirtspflanze bedingt sein kann, denn es zeigte sich, daß mit dem Welken der Blätter die Teleutosporenproduktion beschleunigt werden konnte. Und es ist mir nicht zweifelhaft, daß auch bei den von mir beschriebenen Beeinflussungen der Ontogenese von Uromyces Pisi bis zu einem gewissen Grade die Veränderungen mitwirkten, die durch die Außenbedingungen an der Euphorbia Cyparissias hervorgerufen wurden. Nur glaubten wir hervorheben zu sollen, daß ein Parallelismus zwischen diesen beiden Reihen der Umwandlung nicht bestand. Außerdem sahen wir, daß höchstwahrscheinlich der Vegetationspunkt der Sprosse, zum mindesten während des Wachsens, nicht angegriffen wird. Damit berühren wir aber ein Problem von allerhöchstem biologischem Interesse, denn es könnte der Zustand der Zellen verbieten, daß die Pilzhyphen sich hierhin wenden. Dieser Standpunkt ist, soweit ich sehe, von Noll[52]) (pag. 415 ff.) zuerst prinzipiell verfolgt worden. Er setzt auseinander, daß das embryonale Plasma „befähigt sei auf den somatischen Teilen, die durch ihren Zustand vom Wettbewerb um den Nahrungsüberschuß ausgeschlossen sind, zu schmarotzen. . . . Auch die kryptogamischen Parasiten werden vornehmlich kraft der embryonalartigen Beschaffenheit ihres Plasmas auf ihren Wirten schmarotzen, und es kann hiermit recht wohl zusammenhängen, daß die embryonalen Gewebe des Wirtes, die aber die ergiebigsten Nährstoffquellen für die Parasiten abgeben würden, von letzteren so gut wie ganz verschont bleiben. Das embryonale Gewebe hat durch seine egoistische Ernährungstätigkeit eben selbst eine Konsumptionskraft,

der gegenüber der Parasit, wenn nicht ohnmächtig, so doch viel weniger überlegen ist als gegenüber dem altruistisch ernährungstätigen somatischen Plasma". Anscheinend, ohne die Ausführungen von Noll zu kennen, ist eine ähnliche Möglichkeit auch von anderen Autoren hier und da erwogen worden, so im letzten Jahre noch von Zach[71]) und Bruchmann[5]). Beide fanden, daß die eindringenden Mycorrhizapilze nicht den Vegetationskegel selbst angreifen. Zach sagt für die Cycadeen-Wurzeln (pag. 54): „Die jugendlichen Gewebe müssen also von Haus aus vermöge der ihnen eigenen Zusammensetzung ihrer Säfte immun sein gegen Pilzinvasion". Und bei Bruchmann (pag. 238) lesen wir, daß Lycopodium clavatum und andere Arten, bei denen der Pilz eine sehr regelmäßige Verteilung in den Prothallien zeigt, den Vegetationspunkt niemals angreift: „Es müssen die Zellen somit die Macht besitzen, den Pilz in seinem Wachsen vielleicht durch anlockende oder abweisende Inhaltsstoffe zu beherrschen". Schon Bruchmann deutet aber an, daß das Freisein einzelner Zellen vom Pilze vielleicht damit zusammenhängen könne, daß sie ihn nur nicht anziehen und daß andere Zellen dieses vermögen. Das würde dann natürlich etwas prinzipiell anderes bedeuten als Noll's Meinung. Ich vermisse auch bei denjenigen Autoren, welche für ihre Objekte das Freisein des Vegetationspunktes von den parasitierenden Pilzhyphen kennen, ganz allgemein eine solche Zuspitzung des Problems und demzufolge auch eine exaktere Fragestellung, in welcher Richtung eine Lösung zu versuchen ist. Manche registrieren einfach ihre diesbezüglichen Beobachtungen, ohne eine Erklärung zu versuchen, so Klebahn[28]) (pag. 41), wenn er für Puccinia Menthae schreibt: Das Aecidiummyzel des Pilzes durchwuchere zwar die ganzen Triebe, aber „der Vegetationspunkt und die zunächst angrenzenden jugendlichen Gewebe waren völlig frei von Hyphen. Erst in 500—600 μ Abstand von der Spitze waren Hyphen vorhanden; diese beschränkten sich auf die drei bis vier äußersten Zellagen unter der Epidermis und mußten ihrem ganzen Aussehen nach als von den älteren Teilen her gegen die jungen vorwachsend gedeutet werden. Auch in die Blätter waren sie vom Stengel aus eingedrungen. . . . . Es kann daher, wenigstens in diesem Falle, nur von einem Eindringen der Hyphen in die jugendlichen Gewebe, nicht aber in die eigentlichen Meristeme die Rede sein". v. Guttenberg[19]) (pag. 13) beschreibt ähnliches für die von Albugo candida befallenen Sprosse der Capsella bursa pastoris, er diskutiert nur die Nützlichkeit der Befreiung des Stammvegetationspunktes vom Myzel auch für den Pilz selbst, betrachtet unser Problem somit nur

teleologisch und nicht kausalmechanisch. Im übrigen steht er dem oben hervorgehobenen Standpunkt von Noll (den er jedoch nicht erwähnt) diametral gegenüber, wenn er meint, daß der Vegetationspunkt dem Pilz „keinen Widerstand entgegen setzen kann". Zu nennen wäre vielleicht an dieser Stelle auch die Beobachtung von W. Magnus[42]) (pag. 210), daß der Mykorrhizapilz von dem Wurzelvegetationspunkt bei Neottia nidus avis „im allgemeinen gleichweit entfernt" bleibt, „etwas weiter jedoch bei einer lebhaft wachsenden Wurzel als bei einer, die ihr Wachstum ganz oder fast eingestellt hat." Die Zitate mögen genügen. Sie zeigen, daß mehrfache Daten bekannt sind, die unsere experimentellen an der pilzbefallenen Euphorbia gesammelten Erfahrungen „erklären" könnten. Aber zu den beiden Formulierungen: bleibt der Vegetationspunkt intakt, weil der Stoffwechsel seiner Zellen ihn immun macht oder werden die Hyphen weggelenkt, weil sie anderswo besser ernährt werden, und die beide voraussetzen, daß das Myzel gar nicht bis zu den äußersten Sproßenden gelangen kann, passen nun schwer die anatomischen Daten, die man an einem Vegetationskegel von Euphorbia Cyparissias gewinnt, der mit Pilzmyzel infiziert ist.

Schon de Bary[2]) (pag. 93—94) hat solche mikroskopischen Studien angestellt: „Dans les pieds d'Euphorbia Cyparissias . . . envahis d'Aecidium, on trouve les bourgeons du rhizome, lesquels ont à peine une longueur de 2 à 3 millimètres, entièrement envahis de mycélium. Ses filaments sont composés de cellules assez courtes, munis de nombreux rameaux fasciculés, et répandus partout dans le jeune tissu, pénétrant jusque dans le punctum vegetationis*), et émettant des branches dans les feuilles récemment formées. A mesure que le bourgeon croît et s'allonge, les articles des filaments augmentent de longueur. Ceux qui sont enfermés dans la tige cessent bientôt de se ramifier, et demeurent stériles; les filaments contenus dans les feuilles offrent la ramification vigoureuse et produisent le fruit connu de l'espèce." Damit scheint das Gegenteil von dem realisiert zu sein, was wir nach den Auseinandersetzungen von Noll, v. Guttenberg usw. erwarteten. Und doch lassen sich de Bary's Beobachtungen für Euphorbia und Uromyces voll und ganz bestätigen.

In Fig. 8 sehen wir einen Längsschnitt durch den Vegetationskegel einer Winterknospe, die mit Uromyces-Myzel infiziert war, aus

---

*) Von mir gesperrt. Übrigens wissen wir Ähnliches z. B. von Ustilagineen und von dem Pilz bei Lolium temulentum. Wir kommen darauf in unserem Schlußabschnitt zurück.

dem Oktober 1907. Abgebildet sind drei beliebige Schnitte aus einer Serie von Mikrotomschnitten nahe der Mediane. In Fig. 8*a* ist noch der Umriß der jungen Blätter angedeutet, die den Vegetationspunkt



Fig. 8*a*. Vegetationspunkt einer Winterknospe von Euphorbia Cyparissias (Oktober). Bei *H* Hyphen. Vergr. ca. 600.

nach außen abschließen. Bei *H.* finden wir die Hyphen, die bis zwischen die zweite und dritte Periklinalschicht vordringen, aber ausnahmslos verlaufen sie zwischen den Zellen; niemals sah ich, daß eine in eine Wirtszelle ein Haustorium hineinsendet. Auch sonst war keine sichtbare Wirkung von dem in Menge vorhandenen Myzel ausgeübt: die Zellen zeigten ganz normale Plasmamengen und Kerngrößen, selbst eine besondere Lage der Kerne war nie zu bemerken, trotzdem stellenweise die Zellen von den Hyphen fast allseitig umschlungen waren. Gaston Ritter [56]) hat vor kurzem darauf auf-

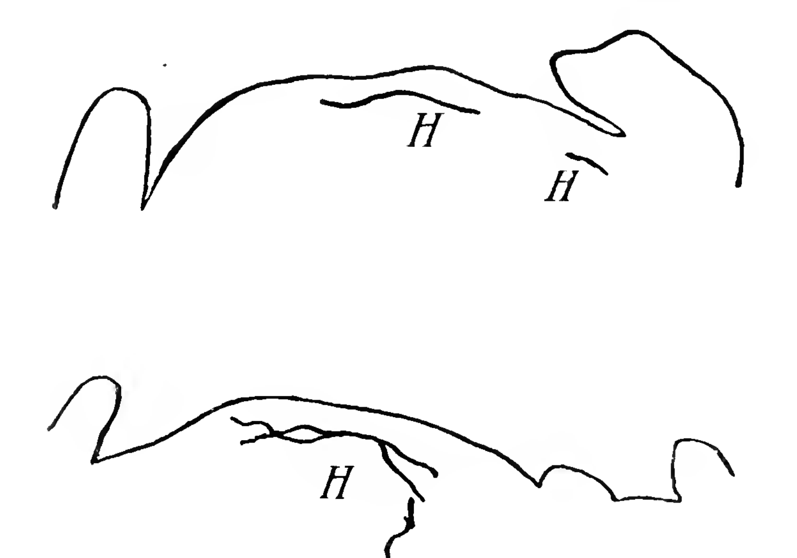


Fig. 8*b* u. *c*. Der gleiche Vegetationspunkt ohne die schützenden Blätter aus anderen Schnitten der Serie. Bei *H* Hyphen. Vergr. ca. 600.

merksam gemacht, wie leicht die Kerne durch Stoffe, welche einseitig in die Zelle eindringen, chemotaktisch gereizt werden, ja wie diese Reaktion als Nachweis der Endosmose benutzt werden kann*). Das völlige Fehlen derartiger intrazellulärer Kernwanderungen am Vegetationspunkt der infizierten Euphorbien läßt sich daher wohl mit Recht als Indizium anführen, daß die Hyphen hier auf die Zellen der Wirtspflanze noch gar keinen Einfluß ausüben. In Fig. 9 sehen wir ein paar Zellen eines derartigen Vegetationspunktes, die interzellular verlaufende Hyphe reicht auf der Zeichnung bis zwischen die zweite und dritte Perikline und ist hier vom Messer durchschnitten. Die Details im Inhalt der Pilzzellen sind nicht angegeben, da die mit Hämatoxylin tingierten Präparate nur soweit entfärbt wurden, daß der Inhalt der Wirtszellen gerade klar differenziert war.

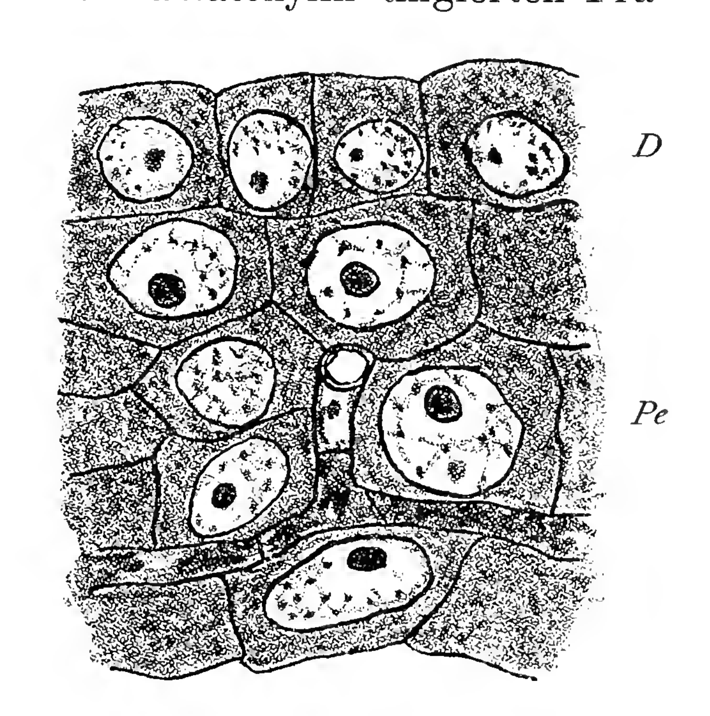


Fig. 9. Zellen am Vegetationspunkt einer infizierten Pflanze. Winterknospe. *D* Dermatogen. *Pe* Periblem. Vergr. ca. 1600.

Ein ganz anderes Bild erhalten wir, wenn wir dieselbe Winterknospe weiter nach rückwärts verfolgen. Die Zellen sind aus ihrem „embryonalen“ Stadium herausgetreten, große Vakuolen und spärliches Plasma sind nun für ihren Zustand charakteristisch. Jetzt haben wir das gewohnte Bild für parasitische Pilze: große Haustorien sind von den interzellularen Hyphen in die Zellen hineingegangen (Fig. 10). Sie können dabei einfach auf den Kern zuwachsen, wie das nun schon für so viele Beispiele bekannt ist, oder sie weisen außerdem noch eine stärkere Verzweigung resp. Verknäuelung in der Zelle auf. Besonders hervorgehoben sei, daß eine Zelluloseabscheidung der Wirtszelle als Schutz gegen die Haustorien anfangs nicht vorhanden ist, die zwischen beiden notwendig zu postulierende Hautschicht somit zunächst als trennende Wand genügen muß. Um ältere Haustorien finden wir dann aber doch häufig die schützende Zellulosewand, so sah ich diese namentlich deutlich bei den nachher zu erwähnenden Hyphen des Rhizoms. Ähnliches berichtet v. Guttenberg[19]): (pag. 9) Von den Haustorien der

---

*) Uns interessiert hier in erster Linie, daß die aus den Uredosporen von Puccinia porri austretenden Keimschläuche in den Zellen der Schalenepidermis von Allium Cepa sehr bald typische Chemotaxis hervorriefen. Siehe auch die Diskussion bei v. Guttenberg[19]) (pag. 25 ff.).

Albugo candida auf Capsella bursa pastoris sind nur die toten oder absterbenden mit Zellulose umgeben, (pag. 42) bei denen von Puccinia Adoxae auf Adoxa moschatellina findet sich allein um die Basis eine Zellulosehülle vom Wirtszellplasma abgeschieden, (pag. 55) bei denen von Exobasidium Rhododendri auf Rhododendron ferrugineum und Rh. hirsutum wird erst nachträglich um das fertige Haustorium die Zellulosehülle ausgebildet. Nur die Haustorien von Ustilago Maydis auf Zea Mays sind (p. 32) „in der Regel nicht von Scheiden umschlossen. Nur . . . an den Grenzen der Gallen werden auch sie . . . in Zellulose eingehüllt."

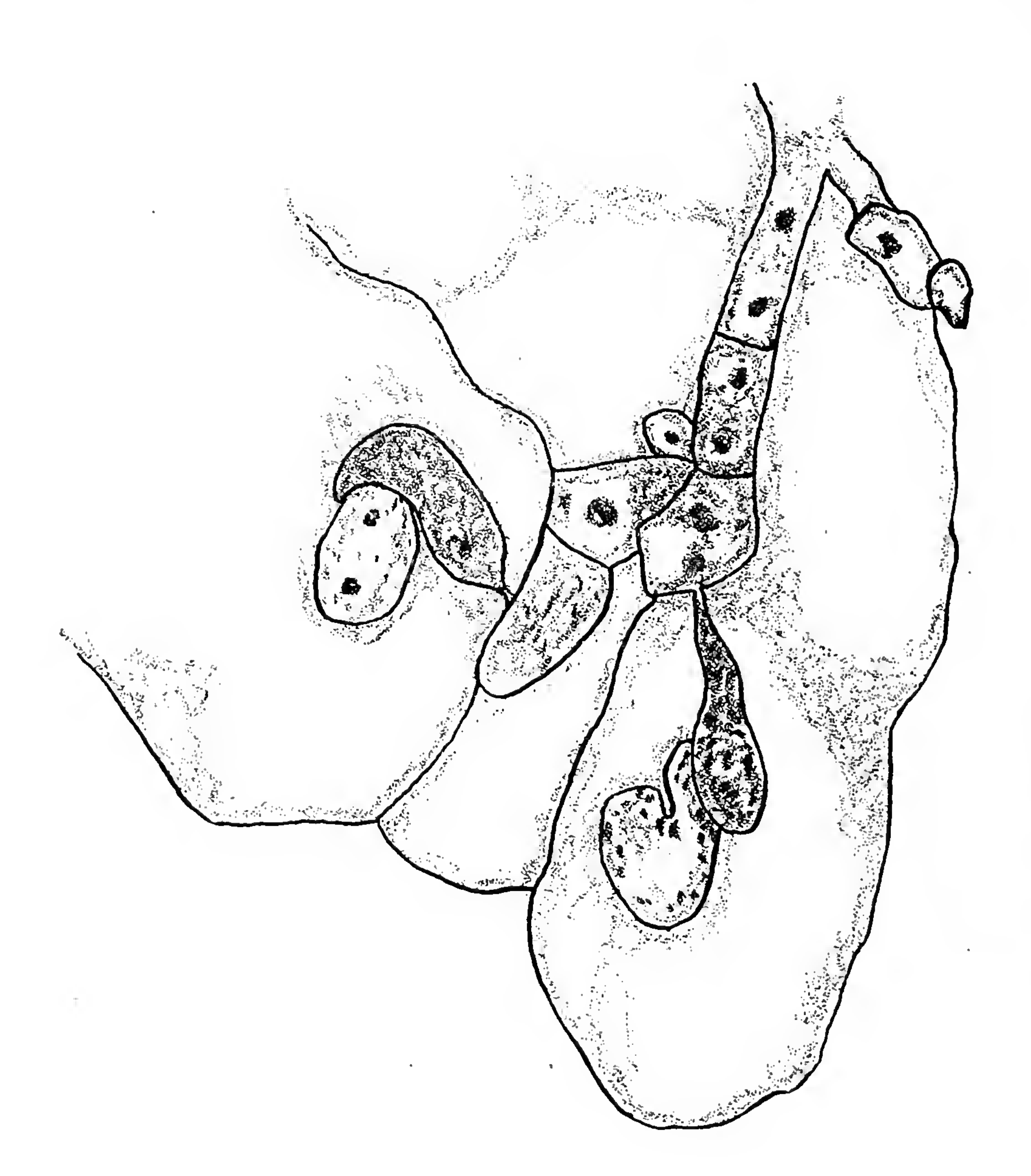


Fig. 10. Verlauf der Pilzhyphen in älteren Teilen der Winterknospe. In 2 Zellen der Wirtspflanze sind Haustorien eingedrungen. Vergr. ca. 1600.

Im normalen Verlauf der Ontogenese bleibt der Zusammenhang zwischen Hyphen und Wirtszellen am Vegetationspunkt der gleiche wie in der Winterknospe. So lange der Stamm überhaupt wächst, behalten die Zellen ihr embryonales Aussehen und werden vom Pilz nicht angegriffen. Alle neu auswachsenden Blätter hingegen werden nicht nur von ihnen infiziert, sondern auch stark formativ beeinflußt. Wir haben ja aus unseren Kulturversuchen zu folgern, daß am Vegetationspunkt selbst eine „Umschaltung" der normalen Entwicklung der Zellen unmöglich statthaben kann, da sonst nicht einzusehen wäre, wie trotz der Menge von interzellularen Hyphen später unter Umständen wieder von eben diesen Zellen „normale" Blätter produziert werden können. Das gelang jeder Zeit leicht nach Austreiben der Winterknospen im Warm-

haus. Das Zusammenleben zwischen Pilz und Wirtszellen braucht sich dabei zunächst aber noch nicht zu verändern. Denn ein Vegetationspunkt, der seine normalen Blätter produziert hatte, ist doch häufig dem Pilz noch nicht entwachsen.

Es verlaufen genau wie vorher Hyphen zwischen den embryonalen Zellen und wenden sich von da nach dem Grund der Blattanlagen. Zufällig waren in einem Falle schon die Zellen der vierten Periklinalreihe mit großen Vakuolen versehen. Der betreffende Vegetationspunkt ließ also seine „embryonalen“ Zellen bereits in dieser Zellschicht den Charakter von Dauergewebszellen annehmen. Und sofort war damit für den Pilz der Anlaß gegeben, Haustorien in die Zellen zu entsenden. Aus ganz der nämlichen Einlegung von demselben Individuum beobachtete ich das Ende eines anderen Sprosses, das nun in der Tat völlig frei von Hyphen geworden war. Weiter zurück im Mark fanden sich dagegen noch in einer Anzahl von Zellen typisch entwickelte Haustorien, die, vielfach geknäuelt, selbst die ganze Zelle ausfüllen konnten. Die dazu gehörenden interzellularen Hyphen waren zumeist verschwunden oder in Degeneration begriffen.

Eine anatomische Untersuchung der in Türkheim jüngst gefundenen Euphorbia-Zweige mit „normalen“ Spitzen ergab Ähnliches: Hyphen fanden sich noch in allen der untersuchten Sprosse vor, ja selbst zwischen den rein „embryonalen“ Periklinen des Vegetationspunktes. Aber bei einigen sah man doch schon ein Zurückweichen des Pilzes, derart, daß er nur noch bis zur fünften oder siebenten Reihe — und auch da nur spärlich — vorgedrungen war. Die Zellen der Wirtspflanze waren in lebhafter Teilung, wie die Häufigkeit der mitotischen Figuren und die relativ weite Zone der embryonalen Zellen beweist. Mit diesem offenbar gesteigerten Wachstum vermag der Pilz nicht mehr gleichen Schritt zu halten, mit anderen Worten, seine Ernährung ist nicht mehr zureichend. Die Gründe dafür liegen wohl nur z. T. in den meristematischen Zellen der Wirtspflanze selbst; ein besseres Verständnis können wir aber, wenn überhaupt, erst dann erlangen, wenn wir den Wachstumsverlauf des Pilzes im Stamm und in den Blättern besprochen haben.

An der Grenze der rein embryonalen und der mit größeren Vakuolen versehenen Zellen erwies sich auch in den Vegetationspunkten der in Türkheim gesammelten dem Pilz scheinbar schon ganz entwachsenen Exemplare das Myzel völlig gesund, es entsandte zahlreiche Haustorien in die Zellen und vegetierte sehr kräftig. Und doch wären auch diese Sprosse, gegen den Herbst hin untersucht, mit größter

Wahrscheinlichkeit hyphenfrei gewesen, wie ich das im Warmhaus mit aller Bestimmtheit bei einigen sehen konnte und wie ich das schon früher durch Handschnitte bei einzelnen im Spätjahre gesammelten Sprossen auch aus der freien Natur gesehen hatte. Gerade die Türkheimer Individuen zeigen uns ja den Beginn dieser Pilzfreiheit, denn ein Freisein des Gewebes, das die 5—7 äußersten Periklinen einnehmen, ist sonst bei wachsenden Euphorbien mit total pilzdeformierten Blättern von mir niemals beobachtet worden. Die Achselknospen, welche nach Verletzung des Vegetationspunktes aus dem Grunde der obersten Blätter austreiben, um den Hauptstamm zu ersetzen, sind völlig myzelfrei. In sie kann der Pilz ebensowenig mehr hineinwachsen wie in die jüngsten Blätter. Hier ist der Stamm auch innerlich ganz „gesundet".

Wir haben in unserem ersten Abschnitte auseinandergesetzt, wie durch Verdunkelung eine Verzögerung der Pilzfruktifikationen erzielt werden kann und wir wollen nun untersuchen, wie dadurch der Vegetationspunkt der Euphorbia-Stämme verändert wird. Kurz gesagt, besteht der Hauptunterschied gegenüber den normalen darin, daß die Zellen vorzeitig anfingen, ihren rein embryonalen Charakter zu verlieren, wenigstens wenn der vom Licht abgeschlossene Sproß einige Wochen gewachsen war. Das heißt: selbst in den alleräußersten Zellreihen war das Plasma weniger dicht und kleinere Vakuolen fanden sich in größerer Zahl. Ich erinnerte mich dabei der Bilder, die ich erhalten hatte, nachdem Blütenknospen von Potentilla rubens und P. rubens $\times$ Tabernaemontani im Dunkeln aufgewachsen waren [65]) (pag. 81, Fig. 75—76). Hier war das meristematische Archespor in den Antheren in prinzipiell gleicher Weise verändert worden, wahrscheinlich, weil die Nährstoffe nicht ausgereicht hatten. Der Pilz hatte die Verdunkelung besser überstanden, wenigstens verliefen seine Hyphen am Vegetationspunkt der Euphorbia in außerordentlicher Üppigkeit — weit stärker als sonst — zwischen den Zellen, ja sie hatten auch intrazellular durch Entsenden von Haustorien die Periblem- und sogar die Dermatogen-Zellen angegriffen. Das sind aber diejenigen, aus denen die Neuanlage der jungen Blätter erfolgt (Fig. 11). Noch ausgeprägter sah ich das in einigen Fällen, als ich eine Anzahl Rhizome aus dem Freien geholt hatte und nun die kleinen schwächer ernährten und nur kürzere Zeit wachsenden, später ausgetriebenen Rhizomknospen untersuchte, die überhaupt nicht über den Erdboden heraufgekommen waren. Es geschah das am 8. April 1911, also in ziemlich vorgerückter Zeit, wenigstens waren die zugehörigen oberirdischen Sprosse nahezu voll entwickelt und ihre Blätter schon mit Pykniden resp. Aecidien bedeckt.

Fig. 12 beweist uns, wie groß hier selbst in den äußersten Zellschichten die Vakuolen sein können. Die Zellen waren denn auch wieder, wie sonst nur die weiter im Stamm zurückliegenden, von Haustorien stark angegriffen.

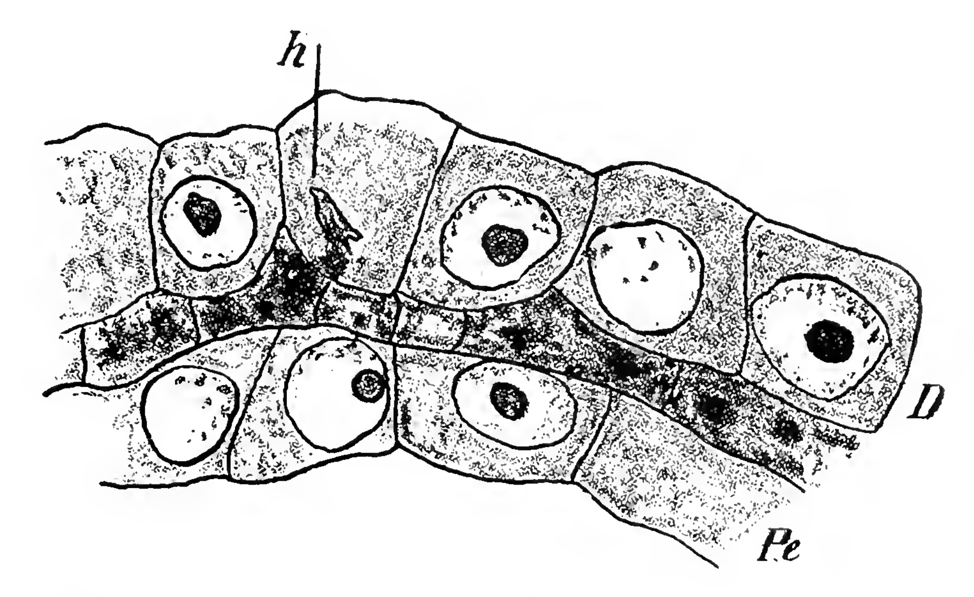


Fig. 11. Dermatogen *(D)* und äußerste Periblemreihe *(Pe)* eines Vegetationspunktes von Euphorbia Cyparissias, die pilzinfiziert und in voller Dunkelheit ausgetrieben war; bei *h* Haustorium. Vergr. ca. 1600.

Sprosse, die im Dunkeln kultiviert, dann in diffuses Licht gebracht und nun ergrünt waren, zeigten innerlich keinerlei Ansätze zu einer „Gesundung". Fig. 13 mag uns als Beispiel dienen. Nicht nur haben sich die Hyphen zwischen der ersten und zweiten Periklinalreihe angesiedelt, sondern auch der Charakter der Zellen ist unverändert geblieben und die Haustorien dringen in die Zellen ein. Bei äußerer Betrachtung der Sprosse hätte man das frühzeitige Absterben, das sich in meinen Kulturen zeigte, kaum verstehen können; die zytologische Untersuchung hat uns nun den Grund hierfür gewiesen. Diese eben beschriebenen Veränderungen des Charakters der embryonalen Zellen am Vegetationspunkt kann man auch beobachten, wenn man beliebige Sprosse aus dem Freien kurz vor ihrem Absterben gegen das Ende der Vegetationsperiode unter-

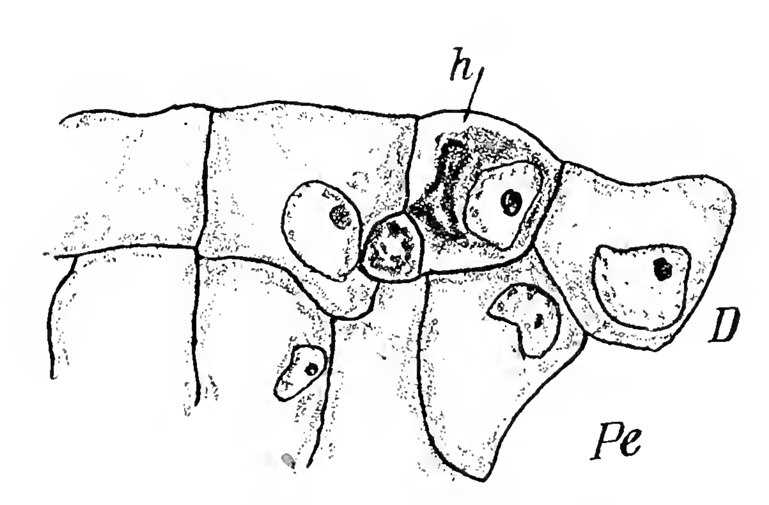


Fig. 12. Desgl. von einem etiolierten Sproß, der im Freien ausgetrieben, jedoch nicht über den Boden gelangt war. (Die Bezeichnungen wie in Fig. 11.) Vergr. ca. 1600.

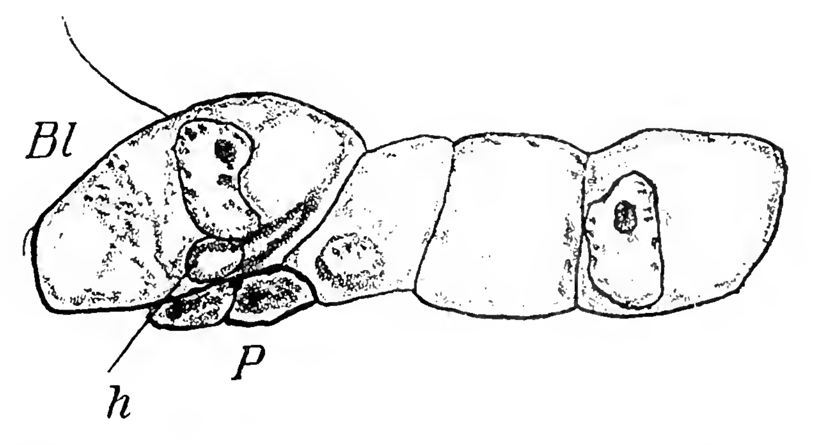


Fig. 13. Dermatogenzellen eines infizierten Vegetationspunktes, der in Dunkelheit gewachsen und später in diffuses Licht gebracht war; bei *Bl* Blattanlage, bei *P* Pilz, *h* Haustorium. Vergr. ca. 1600.

sucht. In dem Maße, in dem die Zellen ihren meristematischen Charakter verlieren, werden sie von den Haustorien des Pilzes angegriffen.

Wir kennen nun noch einige Angaben, daß auch ohne Zurückdrängung des Pilzes aus dem Vegetationspunkte, der freilich dann nicht in die Zellen eindringen darf, die Euphorbia-Stämme bis zur Blütenbildung gelangen können und der Pilz selbst in die Blüten mitgeht. Ja wir haben oben selbst von einem solchen Funde berichtet. Das bleibt aber unzweifelhaft eine Ausnahme von der Regel. Sie wird nur da möglich sein, wo durch besonders gute Ernährung ein vorzeitiges Aufhören des rein embryonalen Charakters der Zellen am Vegetationspunkt vermieden wird. Molliard[48]) (pag. 121—125) hat die Deformationen für Euphorbia Cyparissias näher beschrieben, die hier durch Uromyces scutellatus und Uromyces praeminens, R. Stämpfli[61]) (pag. 246—247) ebenso die, welche durch unseren Uromyces Pisi verursacht werden. In diesem Zusammenhange genügt die Erwähnung, daß die Blüten in wechselndem Maße verkümmert sind, die Samenanlagen und Pollenkörner speziell nicht mehr ausgebildet werden. Genau an der Insertionsstelle der ersteren können sich Pykniden entwickeln. Auch ich kann nach Schnitten durch solche pilzbefallenen Blüten diese Angaben bestätigen. Der Vegetationspunkt der Hauptachse geht ja auch normal hier in andersartiges Gewebe über, meristematische Archesporzellen in etwaigen Antheren oder Samenanlagen kommen bei Fehlen der ganzen Organe nicht mehr zur Ausbildung. In der Literatur findet sich erwähnt (s. z. B. Massalongo[45]) (pag. 161), daß es gelegentlich doch zur Fruchtbildung in derartigen infizierten Blüten kommen kann. Ob aber hier wirklich keimfähige Samen ausgebildet werden oder ob es sich nur um Parthenokarpie handelt, dürfte kaum untersucht sein. In ersterem Falle wäre natürlich eine sehr interessante Fragestellung gegeben, nämlich ob eine Übertragung des Pilzes durch die Samen in irgendeiner Form möglich ist. Wir brauchen nur wieder an den Lolium-Pilz oder an die Ustilagineen zu denken. —

Wenn wir nun noch zum Schluß etwas zusammenfassendes über die Beeinflussung der Vegetationspunkte von Euphorbia Cyparissias durch Uromyces Pisi sagen wollen, so wäre es dies, daß das embryonale Gewebe an sich keinesfalls vor dem Befallenwerden mit Myzel schützt, daß letzteres aber auch aus den Interzellularen unter Umständen wieder entfernt werden kann. Solange der Vegetationspunkt noch „tätig“ ist, sieht man niemals ein Eindringen von Haustorien in die Zellen. Ein besonderer Schutz für diese in Form einer „Immunität“

erscheint mir wenig wahrscheinlich. Wir hätten in diesem Falle nämlich an irgendwelche Toxinwirkungen zu denken, die etwa von dem Plasmoderma ausgingen, so daß dieses den vom Pilz sezernierten „proteolytischen Fermenten" einen Widerstand entgegensetzte. In Czapeks überaus verdienstvollem Sammelwerk [6]) finde ich nun aber gar nicht einmal diese Möglichkeit diskutiert. Es wird nur darauf aufmerksam gemacht (I, pag. 91), daß zweifelhafte Literaturangaben existieren, in denen von Toxinwirkungen pflanzlicher Parasiten auf ihre Wirtspflanzen gesprochen wird, aber nicht auch die umgekehrte Möglichkeit erwogen. Wenn nach Laurent die Keimlinge von Viscum album ein solches Gift in höherem Maße als die erwachsenen Pflanzen produzieren, womit sie die befallenen Rindenparenchymzellen abtöten, so könnte ja auch umgekehrt von seiten der Wirtspflanze ein entsprechendes „Antitoxin" in stärkerem Maße in den jüngeren als in den älteren Teilen gebildet werden, besonders wenn es sich um zwei Organismen handelt, die offenbar in ihrem ganzen Entwicklungszyklus weitgehend aufeinander angepaßt sind. Aber zurzeit dürfen wir meines Erachtens mit solchen noch ganz unbewiesenen Spekulationen nicht ernsthaft rechnen*). Auch Klebahn will von einer Immunität besonderer Pflanzen — und im Sinne des Autors dürfen wir wohl hinzufügen: ebenso besonderer Gewebe — nicht viel wissen [28]) (pag. 194): „Es ist anzunehmen, daß das Protoplasma der Pilze die Eigenschaft erworben hat, die Widerstände .. zu überwinden." Sorauer [60]) (pag. 23 ff.) deutet indes schon den Weg an, auf dem solche scheinbare dauernde oder vorübergehende Immunität gewisser Gewebe gegen Pilzinvasion uns verständlich gemacht werden kann.

Es ist nach diesem Autor kein Zufall, daß gerade die Quantitäten von Zucker und gewissen Säuren in den Zellen ziemlich weitgehenden Schwankungen unterworfen sind. Gerade aber sie wirken, wie wir seit Miyoshi [47]) wissen, stark chemotaktisch auf parasitische oder saprophytische Pilze. Wenden wir uns zu Euphorbia Cyparissias, so zeigt jeder Längsschnitt durch den Stamm einen sehr deutlichen Unterschied

---

*) Siehe auch die Ausführungen bei M. Ward [43]), pag. 302 ff., dessen Résumée lautet: „that the resistance to infection of the „immune" or „partially immune" species and varieties is not to be referred to observable anatomical or structural peculiarities, but to internal, i. e. intra-protoplasmic, properties beyond the reach of the microscope, and similar in their nature to those which bring about the essential differences between species and varieties themselves." Erinnern wir uns auch daran, daß „Immunität" und „Befallenwerden von Rost" sogar als mendelndes Merkmalspaar erkannt ist [Salmon [57])]. Eine Disskussion findet sich in meiner Abhandlung [65]) (pag. 127 ff.). — Die bei Zach [71]) (pag. 49) zitierte Abhandlung über Immunität von N. Bernard habe ich leider nicht einsehen können.

zwischen den allerjüngsten und den etwas älteren Teilen, wenn wir mit Jodjodkali auf Stärke oder der Trommer'schen Probe auf Zucker prüfen. Immer fand ich den Vegetationskegel frei von diesen Stoffen, während sie im Übermaß im ausgewachsenen Gewebe anzutreffen waren *). Auch hier war ihre Verteilung, wie wir noch sehen werden, nicht gleichmäßig, aber gerade dahin, wo die Zuckermengen die größten waren, hatten sich auch die Hyphen gewandt. Das Pilzmyzel geht nun allerdings höher hinauf, als die großen Zuckermengen sich nachweisen lassen. Aber die Haustorien werden immer erst dann gebildet, wenn sich Vakuolen in den Zellen finden. So wird der Inhalt dieser Vakuolen es wohl sein (und Spuren von Zucker lassen sich hier immer nachweisen), der einen Reiz auf die Pilzhyphen ausübt, Glykose vermag aber unzweifelhaft zu exosmieren. Wir hätten damit ein Analogon zu Miyoshis Fund, wonach die Hyphen von Penicillium glaucum die Zellwände eines Blattes durchbohrten, das mit 2%iger Rohrzuckerlösung durchtränkt war, während sie sie sonst nicht angriffen. Der saprophytische Pilz war zum „Parasiten" geworden. Bei Uromyces Pisi könnten wir etwa von einem „Raumparasitismus" im Gegensatz zu echtem Parasitismus sprechen.

Auch die Untersuchung der Vegetationspunkte, die gegen das Ende der Saison oder die im Dunklen erwachsen waren und ihren embryonalen Charakter aufzugeben begonnen hatten, spricht für unsere Deutung. Genauere biochemische Arbeit wird natürlich noch nötig sein, völlige Gewißheit herbeizuführen. Vor allem müßte ganz einwandsfrei nachgewiesen werden, daß der Pilz wirklich nicht fähig ist, aus den hoch zusammengesetzten Eiweißverbindungen sich seine Nahrung abzuspalten.

Bei Klebahn[28]) (pag. 36), finden sich Beispiele für Hemmungen des Myzelwachstums im Körper der Wirtspflanzen, die sich gleichfalls „aus der Wechselwirkung zwischen Wirt und Schmarotzer, ergeben". Besondere Beziehungen zu ganz bestimmten Geweben von Wirtspflanzen, die im übrigen an den Pilz „angepaßt" sind, sind daraus aber nicht erkenntlich.

III.

Wir haben gesehen, daß der Pilz die vakuolenreichen ausgewachsenen Zellen des Stammes mit Haustorien anzugreifen vermag und wir hätten nun darauf einzugehen, wie dadurch das weitere Wachs-

---

*) S. auch Noll[52]) (pag. 413), der indes nicht unsere Konsequenzen zieht.

tum und die Formgestaltung der Achsen beeinflußt wird. Wakker[69]) (pag. 510) konstatiert für sein „Aecidium Euphorbiae", das auf Euphorbia Esula parasitierte, daß die anatomischen Veränderungen gegen die Norm nur geringfügige sind, Fentzling[9]) dagegen glaubte für Euphorbia Cyparissias weitergehende Differenzen hervorheben zu sollen. Nach diesem Autor wird vor allem der Umfang der erkrankten Stämme größer, weil die Zellen der Rinde und des Markes sich vermehren, die Holzbildung tritt dagegen gegenüber der gesunden Pflanze sehr zurück. Sodann erwähnt er von weniger wichtigen Veränderungen das Vorhandensein einer verstärkten Epidermis, das nicht ganz so scharfe Hervortreten der Milchröhren und ähnliches mehr. Diese Daten möchte ich nicht ohne weiteres sämtlich bestätigen, namentlich die Messungen Fentzling's rechnen viel zu wenig mit der Variationsbreite, die für die gesunden wie die kranken Sprosse gilt. Wirklich charakteristisch erscheint mir nur die geringe Ausbildung des Gefäßbündelsystems, speziell des Holzkörpers, und — was Fentzling gar nicht berührt — die frühe Degeneration des Markes, wodurch die Stengel recht zeitig hohl werden. Wakker's Worte, daß der Jugendzustand der Wirtspflanzen bei den von Parasiten befallenen Stämmen länger konserviert würde, sind wohl auch nur insoweit berechtigt, als man „allgemeine Schwäche infolge ungenügender Ernährung" mit „Jugendstadium" identifizieren darf. Die Angaben von Fentzling, daß die Parenchymzellen in Rinde und Mark sich stark vermehren, sind zum mindesten für die von mir gesehenen recht zahlreichen Exemplare, direkt unrichtig. Denn in der Rinde fand sich der Pilz ziemlich selten und im Mark traten sehr früh degenerative Veränderungen auf.

Die Hemmungen in der inneren Ausbildung des Stammes waren noch erheblich vermehrt, wenn ich etiolierte pilzbefallene Stengel untersuchte (Fig. 14). Hier können selbst in ausgewachsenen Teilen nur drei Gefäße ausgebildet sein, die kambialen Zuwüchse sind stets außerordentlich gering. In der gesunden Pflanze wird durch die Tätigkeit von Interfaszikularcambien bald ein völlig geschlossener Holzzylinder gebildet und außer den viel zahlreicheren Gefäßen können Holzfaserzellen in erheblicherer Menge — ich zählte 20—30 Reihen des sekundären Holzkörpers — vorhanden sein. Von Interesse sind auch die zu Beginn der Saison pilzbefallenen Stämme, die dann „gesundet" waren und, wie wir sahen, nur in ihren oberen Teilen, etwa den Vegetationspunkten und den noch erhalten gebliebenen Markzellen, Anzeichen der Infektion aufweisen, die aber für das weitere Wachstum der Sprosse „unschädlich" sind. Macht man hier Querschnitte durch die Mitte des

Stammes, so sieht man auch wie beim gesunden einen geschlossenen Holzkörper, der nur nicht ganz so dick ist wie bei einem entsprechenden von Anfang an gesund gewesenen Sproß. Das Mark ist zum größten Teil verschwunden, einzelne abgestorbene und gebräunte Zellen hängen noch an den gesund gebliebenen der Markgrenze. Spuren des Pilzes sieht man meist überhaupt nicht mehr. Daß nun zwischen diesen Stämmen und den erst geschilderten bei Lichtabschluß gewachsenen alle nur denkbaren Übergänge — wechselnd von Individuum zu Individuum und von Monat zu Monat — vorhanden sind, ist ohne weiteres selbstverständlich. In Fig. 15 sei noch ein derartiges Gefäßbündel eines im Licht gewachsenen infizierten Stammes vorgeführt, das von einem ausgewachsenen Individuum im Monat Juni stammt.

Die bisherigen Untersucher der pilzbefallenen Euphorbia-Stämme



Fig. 14. Gefäßbündelquerschnitt aus der Mitte eines infizierten Stammes von Euphorbia Cyparissias, bei völligem Lichtabschluß gewachsen. Vergr. ca. 600.

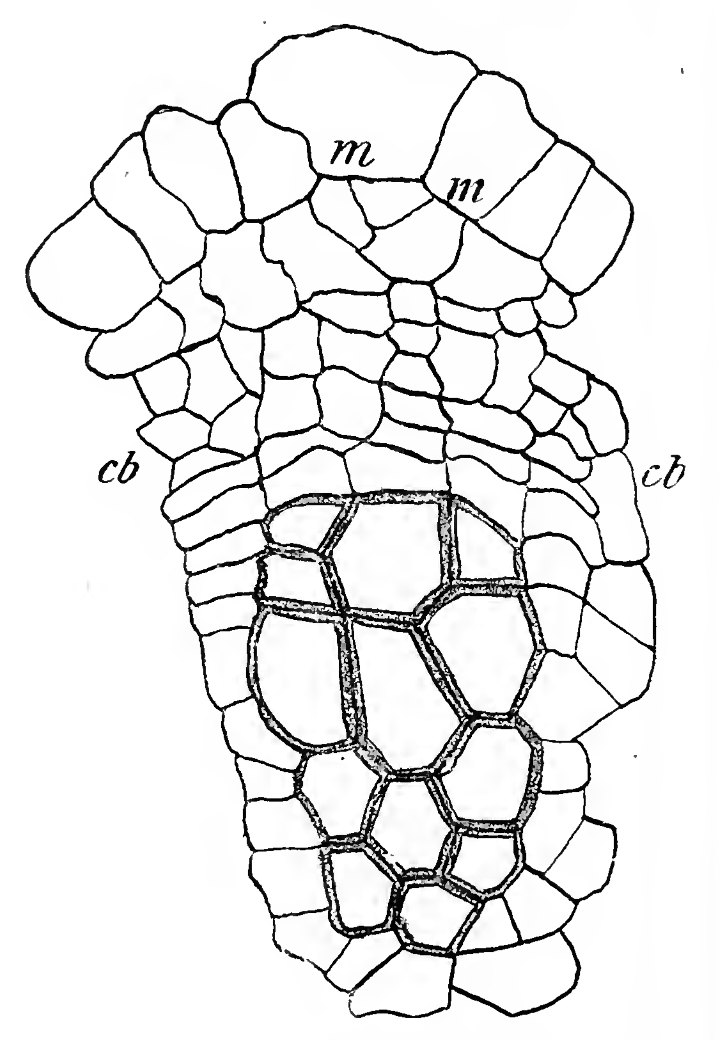


Fig. 15. Gefäßbündelquerschnitt aus der Mitte eines infizierten, im Licht gewachsenen Stammes, der am 6. Juni in der freien Natur gesammelt wurde. *cb* Cambium, *m* Milchröhren. Vergr. ca. 600.

haben nun, soweit ich sehe, auf etwas noch gar nicht geachtet, was mir das Wichtigste zu sein scheint, nämlich auf den Verlauf des Myzels. Denn nicht in den Zellen der Rinde und des Markes, in die es seine Haustorien entsendet, wächst es vorzugsweise bei der Streckung des Stammes von der Winterknospe, sondern gerade in Elementen, die es auch nach Angabe von Fentzling formativ gar nicht beeinflußt, nämlich in den Gefäßbündeln. Hier sind es in erster Linie die Gefäße selbst, in denen die Hyphen in außerordentlicher Üppigkeit vegetieren,

wieder wie am Vegetationspunkt als reine Raumparasiten. Nur werden hier tote Zellen als Leitungsbahnen verwendet, die, wie wir wissen, gleichzeitig die Leitbahnen für Wasser und die darin gelösten Salze sind. Daneben findet sich der Pilz auch in den angrenzenden langgestreckten parenchymatischen Zellen, d. h. den unverdickt gebliebenen Holzfaserzellen und ebenso benutzt er die Zellen des Phloems. So weit die Zellen noch leben sollten, müssen sie natürlich bei dieser Invasion absterben. Die Milchröhren scheinen kaum angegriffeu zu werden. Wenigstens hob sich an frischen, mit Jodjodkali behandelten Schnitten der ganze Inhalt inklusive die charakteristischen Stärkekörner in unveränderter Schärfe von den Nachbarzellen ab. Geschont wird auch das „embryonal" bleibende Cambium, was namentlich auf Querschnitten als rein pilzfreie schmale Zone sehr auffällt. Auffallend ist ferner, wie das auch in Fig. 16 gezeichnet wurde, wie zuweilen gewisse Gefäße von den Hyphen ganz ausgelassen werden. Das dürfte aber nur auf Zufall beruhen. Ein paar Male sah ich denn auch, wie in solche durch die Tüpfel hindurch Haustorien gesandt wurden, die sich büschel- oder krallenförmig verzweigten. Sonst bilden die Hyphen zu dieser Zeit nicht Haustorien. Die einseitige Reizung, die wir für ihre Bildung verantwortlich machten, fällt ja hier weg, da offenbar allseits genügende Nährstoffe zur Verfügung stehen.

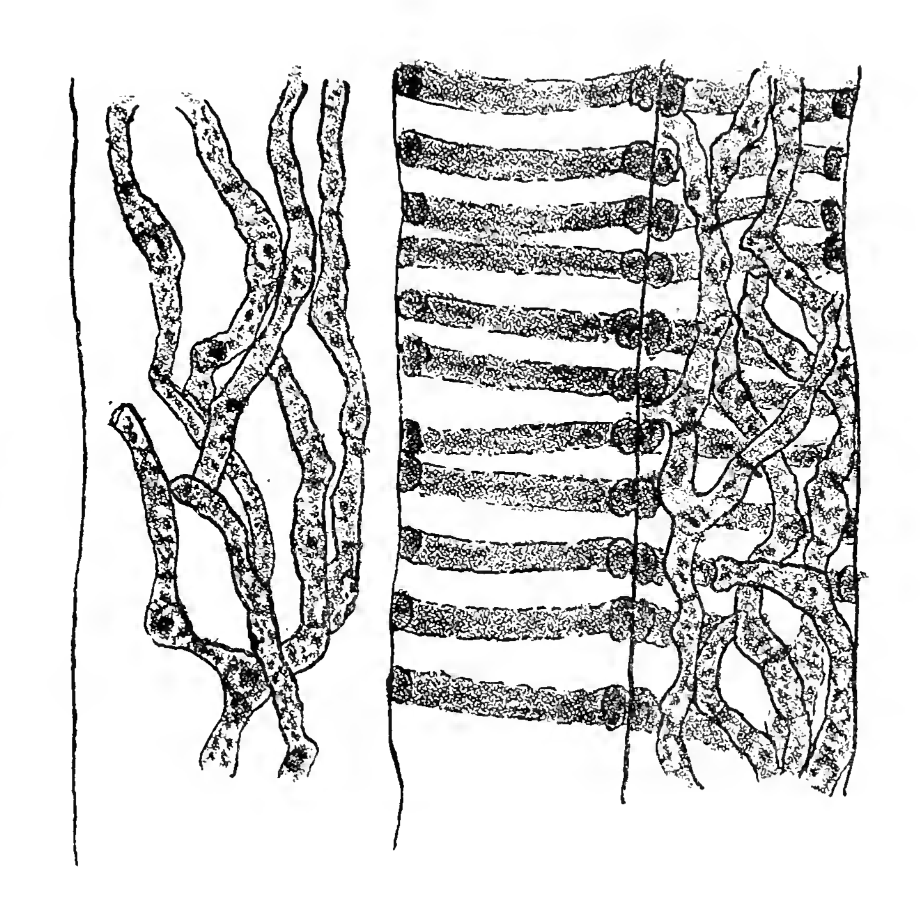


Fig. 16. Teile eines längsgeschnittenen Gefäßbündels des Stammes; Hyphen in außerordentlicher Üppigkeit entwickelt. Vergr. ca. 1600.

Die Verteilung der Hyphen im Stamme stimmt vorzüglich zu dem durch $CuSO_4$ und kochende KOH nachweisbaren Zuckergehalt. Ich fand diesen am geringsten in der äußeren Rinde, sowohl in befallenen wie in unbefallenen Sprossen, außerordentlich viel aber im Mark und dem Gefäßbündelsystem, hier vor allem in den Gefäßen selbst. In der Rinde zeigte sich außer den typischen Stärkestatolithen Amylum auch in den Chloroplasten, im Mark sodann in Massen neben

dem Zucker. Sie dürfte hier Reservesubstanz sein und wird jedenfalls noch vor völliger Desorganisierung der Zellen wieder in Lösung gehen.

Dadurch, daß der Pilz während der Streckung des Stammes die Wasserleitungsbahnen zum großen Teil in Anspruch nehmen kann, wird den wachsenden Teilen natürlich das ihnen sonst zukommende Wasser entzogen und die jungen auswachsenden Blattanlagen werden, so sollte man meinen, gerade zur Zeit ihres Austreibens unter besonders „xerophytische“ Bedingungen gebracht. Der Grund dafür, daß diese Beziehung bisher nirgends erkannt zu sein scheint, liegt wohl darin, daß das Stadium, in dem die Hyphen in den Gefäßbündeln verlaufen, nur relativ kurze Zeit dauert. Um sie hier zu sehen, muß man sich, wie gesagt, an austreibende Sprosse halten oder bei etwas älteren an solche Internodien, die zwischen den pilzdeformierten Blättern an den Enden der Achsen stehen. Nur wenige Zeit später wird man die Gefäßbündel ganz myzelfrei finden und nur noch die unbedeutenden Reste im Mark und allenfalls in der Rinde. Diese Stadien allein haben wohl Wakker und Fentzling vorgelegen. Auch sie verschwinden aber schließlich, da das Myzel nach rückwärts abstirbt; als letzte Anzeichen der früher stattgehabten Infektion sind nur noch für einige Zeit die Haustorien sichtbar, die die Hyphen in die Zellen entsandt haben. Wir können an ihnen indes alle möglichen Degenerationsstadien beobachten: die Wände verquellen, der Inhalt speichert immer gleichmäßiger Farbstoffe und läßt sich auch bei sorgsamster Entfärbung nicht mehr differenzieren. Zudem hatte die Verknäuelung und die bizarre Formgestaltung der Haustorien noch in ihrer letzten Lebenszeit erheblich zugenommen. So sind es in der Tat seltsame Bilder, die man hier in den Zellen findet, und wenn man nicht die Entwicklungsgeschichte studiert hätte, wüßte man sich ihre Herkunft kaum zu erklären. Es ist wichtig, besonders hervorzuheben, daß man hier also in der Tat nicht nur Haustorien ohne die zugehörigen Hyphen finden kann, sondern auf einem gewissen Stadium des Absterbens des Pilzes auch finden muß. Schließlich gehen auch diese letzten Pilzreste zugrunde, im Mark gemeinsam mit den befallenen Wirtszellen bei dem Hohlwerden der Stengel, in der Rinde werden sie wohl irgendwie von den Zellen, in die sie als Fremdkörper eingedrungen waren, resorbiert, wenn nicht auch hier die Wirtszellen mit absterben und durch benachbarte parenchymatische Zellen die „Wunde“ verschlossen wird. Wir sahen ja, daß in der Rinde des Stammes überhaupt relativ geringe Myzelmassen sich fanden.

Die Verbindung des am Vegetationspunkt und in den Blättern fortwachsenden Myzels mit dem des Rhizoms ist jedenfalls völlig und für die Dauer zerstört.

Es ist eine seit langem bekannte Tatsache, daß im Gegensatz zum Stamm die Blätter ganz außerordentlich vom Pilzmyzel verändert werden. Genauere Daten über die Natur der Umgestaltung gibt indes, so weit ich sehe, erst Fentzling[9]). Er hat sich auch bemüht, durch zahlreiche Messungen der Zellen ganz exakte Vorstellungen von dem Maß der Pilzbeeinflussung zu geben. Indes hat er wieder dabei den Fehler gemacht, die Variationsbreite nicht zu berücksichtigen. Er sagt z. B. gleich zu Anfang (pag. 9): „Während der Blattquerschnitt der

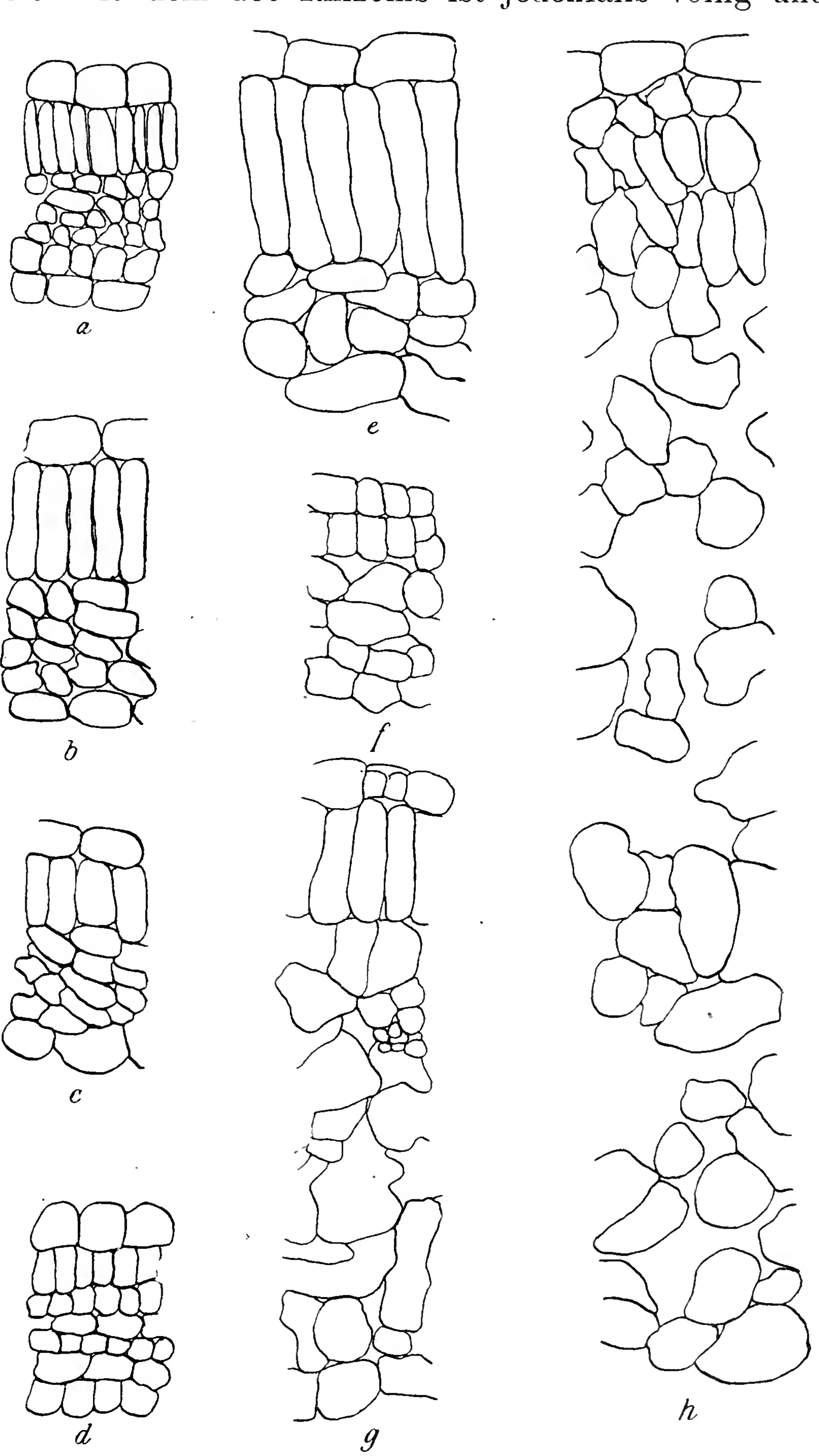


Fig. 17. Querschnitte durch Blätter von Euphorbia Cyparissias. *a* von trockenem Standorte; *b* im Warmhaus aufgezogen, dann längere Zeit im Kalthaus; *c* u. *d* im Warmhaus aufgezogen, der Boden wurde täglich mit 2 %iger NaCl-Lösung begossen; *e* von einem luxuriierenden Individuum, Standort feucht; *f* pilzbefallen, völlig im Dunkeln erwachsen; *g* pilzbefallen, ausgetrieben im Warmhaus; *h* pilzbefallen, Blatt völlig mit Pykniden bedeckt und von Hyphen durchzogen; } das Myzel wurde nicht eingezeichnet. Vergr. ca. 300.

gesunden Pflanze eine Länge von ungefähr 3,5 mm und eine Breite von 0,3 –0,4 mm besitzt, beträgt die Länge des Querschnittes durch das kranke Blatt meist 9—9,5 mm und die Breite etwa 2 mm." Nun brauchen wir nur einen Blick auf unsere Fig. 17 *a*—*e* zu werfen, um zu sehen, daß je nach dem Standort die Breite auch des „gesunden Blattes" erheblich variieren kann. Die von mir gemessenen Blätter waren zudem sämtlich beträchtlich dünner als bei Fentzling, so bei Fig. 17 $a = 0{,}08$ mm, bei $b = 0{,}1$ mm, bei *c* wieder 0,08 mm, bei $d = 0{,}068$ mm, bei $e = 0{,}128$ mm. Es erscheint mir sicher, daß die Messungen von Fentzling gar nicht einmal richtig waren! Auf die Dicke des Blattes ist von großem Einfluß die Feuchtigkeit des Standortes, namentlich nehmen die Palisadenzellen an Länge zu, je mehr Wasser die Pflanze aufnimmt. Das Licht ist ja selbstverständlich auch von sehr großer Wichtigkeit, wie schon ein Vergleich etioliert gewachsener Blätter mit normalen beweist, aber gerade unsere Figuren zeigen doch auch, wie bei gleichen Lichtmengen die Blattstruktur sich infolge wechselnder Feuchtigkeit verändern kann. *b* repräsentiert etwa den Normaltypus, wenn wir überhaupt von einem sprechen dürfen; *a* stammt von einer Pflanze, die auf trockenem, sandigem Boden wuchs und die Individuen, von denen *c* und *d* gezeichnet wurden, waren künstlich unter „physiologisch trockene" Bedingungen gebracht. Durch die Untersuchungen von Lesage[36]), Schimper[59]), Holtermann[23]) wissen wir, daß NaCl-Gehalt des Bodens bei manchen „plastischen" Pflanzen selbst größere Veränderungtn hervorrufen kann. Im allgemeinen werden dabei auf salzreichem Boden die Palisaden größer, der Reichtum an Interzellularen nimmt auffallend ab, ebenso der Chlorophyllgehalt, und häufig vergrößern sich selbst die Zellen des Schwammparenchyms. Lesage sah aber auch, daß von dieser Regel viele Ausnahmen vorkommen, daß eine Reihe von Pflanzen des Binnenlandes auf NaCl-haltigem Boden ganz indifferent bleibt, ja einige wenige (Asplenium Trichomanes, Medicago lupulina, Convolvulus arvensis, Galeopsis ochroleuca) auf salzfreiem Boden dickere Blätter haben als auf salzhaltigem. Und Raciborski (zitiert bei Küster[32]) pag. 464) verglich ferner Zuckerrohr auf Salzboden mit solchem auf normalem gewachsenen und fand ganz allgemein, daß ähnlich wie bei manchen Zwergexemplaren alle parenchymatischen Elemente hier kleiner und nicht größer wurden, also denen der anpassungsfähigeren Pisum, Linum, Lepidium, mit denen Lesage experimentierte, hierin nicht glichen.

Da Schimper besonders angibt[59]) (pag. 114), daß ca. 6% der Gattung Euphorbia halophil sind und Lesage speziell für E. exigua

eine Verdickung der Blätter auf Salzboden beschrieb, glaubte ich auch für Euphorbia Cyparissias gleiches zu erreichen und so eventuell eine ähnliche Zunahme der Blattdicke (wenn wohl auch bei anderen Zellcharakteren) als nach Pilzinfektion zu bekommen. Meine Versuche, Keimpflanzen*) in Knop'scher Nährlösung aufzuziehen, der 1—2 % NaCl zugesetzt waren, oder auch nur sie in einem Boden zu halten, der mit 1 oder 2 %iger Kochsalzlösung täglich begossen wurde, schlugen fehl. Nach sehr kurzer Zeit war alles abgestorben, vorher waren die Pflanzen ganz schlaff geworden und sahen wie vertrocknet aus. Trotz des feuchten Standortes — die Versuche wurden in einem Warmhaus vorgenommen — vermochten die Blätter aus dem NaCl-haltigen Erdboden nicht so viel Wasser zu ziehen, daß sie ihre Transpirationsverluste decken konnten. Eine nennenswerte Turgorerhöhung konnte somit nicht induziert sein. Mehr Erfolg hatte ich, als ich einige Euphorbia-Rhizome vom Moment ihres Austreibens an mit 2%iger Salzlösung begoß. Ich konnte, wenn auch schließlich die Sprosse wieder vertrockneten, doch wenigstens ein paar Wochen (nämlich vom 18. Februar bis zum 20. März 1911) sie am Leben erhalten**). Die Photographie Fig. 18*a* wurde bereits am 9. März aufgenommen, wir sehen auf ihr, daß die Pflanzen im Wachstum zurückgeblieben waren gegenüber den ziemlich zur gleichen Zeit in normalem Erdboden auswachsenden



Fig. 18*a*. Euphorbia Cyparissias. Die Sprosse sind bei ihrem Wachstum mit 2 % NaCl-Lösung täglich begossen worden.

*) A. Winkler[70]) gibt an, daß die Samen von Euphorbia Cyparissias erst nach 4 Jahren keimen. Bei meinen im Sommer 1908 von Individuen am Neckarufer gesammelten Samen ging dagegen schon im Frühjahr 1909 eine große Menge von Keimlingen auf.

**) Dadurch mußte allmählich der Boden immer salzreicher werden, falls nicht alles NaCl von den Pflanzen aufgenommen wurde.

Sprossen (Fig. 18 *b*), ferner daß ihre Blätter nicht horizontal oder nach aufwärts, sondern fast alle nach abwärts mit den Spitzen gerichtet waren, oft wie „gekräuselt“ aussahen, wie man das zuweilen bei vertrocknenden Pflanzen sieht. Ein Querschnitt durch die Blätter ergab denn auch, daß (Fig. 17 *c* und *d*) mit den morphologischen entsprechende



Fig. 18 *b*. Gleiche Euphorbia-Sprosse ohne NaCl ausgetrieben.

anatomische Veränderungen Hand in Hand gegangen waren. Am meisten charakteristisch ist die starke Reduktion des gesamten Interzellularsystems und das Schwinden eines Unterschieds zwischen Palisaden- und Schwammparenchym. Das Blatt Fig. 17 *c* war am 9. März, das in

Fig. 17*d* am 20. März in „Flemming" fixiert, vor allem bei letzterem ist der Unterschied gegenüber der „normalen" (Fig. 17*b*) oder noch mehr einer „luxuriierenden" Euphorbia sehr ausgeprägt, die unter für die vegetative Entwicklung besonders günstigen Bedingungen aufgewachsen war.

Zu all diesen durch äußere Einflüsse hervorgerufenen Veränderungen in Größe und Struktur des Blattes tritt noch ganz allgemein der Einfluß der „Saison", in der die Blätter aussprießen. Fig. 19 zeigt uns, wie verschieden schon rein äußerlich die in der „guten" Jahreszeit, d. h. im Frühling und Sommer gewachsenen Blätter sich gegenüber den im Winter erzeugten verhielten, wenn die normale Ruheperiode der Sprosse dadurch ausgeschaltet war, daß die Sprosse auch während der gesamten kalten Jahreszeit in einem „Kalthaus" weiter vegetieren konnten. Anatomische Untersuchung der kleinen während dieser Zeit erwachsenen Blätter ließ vor allem wieder eine mangelnde Differenzierung der Gewebe erkennen, tendierte also nach unserer Fig. 17*a* und *d*; die Exemplare wuchsen eben jedesmal unter „Hungererscheinungen*).



Fig. 19. Euphorbia-Sprosse, anfangs unter günstigen, später bei Ausschaltung einer „Ruheperiode" unter ungünstigen Außenbedingungen gewachsen.

Aus allen unseren Erörterungen geht jedenfalls so viel schon hervor, daß es unrichtig ist, von dem „Normalblatt" auszugehen und dieses nun ohne weiteres mit dem vom Pilz infizierten zu vergleichen,

*) Zu vergleichen sind hier die Ausführungen von Küster über Hypoplasie[31]) (pag. 21—54), speziell sein Résumée, daß fast alle hierher gerechneten Erscheinungen sich auf mangelnde Ernährung zurückführen lassen (pag. 52).

wie es Fentzling tat. Das eine der Merkmale, auf das er so kommt als hervorgerufen vom Parasiten, nämlich das Aufhören zwischen Palisaden- und Schwammparenchym, ist, wie wir sehen, auch sonst bis zu gewissem Umfange künstlich hervorzurufen, möglich. Der Satz dieses Autors (pag. 10): „Ebenso hat das Palisadenparenchym insofern eine starke Veränderung erlitten, als seine sonst langgestreckten und dünnwandigen Zellen, die eine Länge von ca. 120 μ und eine Breite von ca. 25 μ besitzen, hier bedeutend kürzer und breiter erscheinen. Ihre Länge beträgt nämlich ca. 70 μ und die Breite 45 μ“ ist aber nach meiner Meinung auch insofern falsch, als die Maße an sich offenbar wieder nicht mit der Wirklichkeit übereinstimmen. Die Länge der Palisadenzellen beträgt in Fig. 17 *a—e* z. B.: 25, 38, 25, 12—15, 58 μ!

Das Charakteristische der durch den Pilz veränderten Blätter beruht, soweit ich sehe, darin, daß 1. alle Zellen eine andere Form und einen anderen Charakter bekommen als die nicht infizierten, 2. anfangs eine erhöhte Teilungsfähigkeit besitzen und 3. durch ein sehr ausgeprägtes Interzellularsystem voneinander getrennt werden. Es ist ja möglich, daß andere Faktoren einmal gleiche oder ähnliche Veränderungen an den Euphorbia-Blättern hervorrufen werden. Vorläufig ist daran festzuhalten, daß auch die stärksten für solche Modifikationen geeignet erscheinenden (Licht, Feuchtigkeit, Einfluß des Bodens) die Blätter in anderer Richtung beeinflußten. Wir sind demnach wohl bis auf weiteres berechtigt, dem Pilz „spezifische“ Reizstoffe zuzuschreiben.

Trotzdem können wir versuchen, das vom Pilz veränderte pathologische Gewebe mit anderen Gewebsveränderungen unter eine Kategorie zu bringen. Und da wäre zu sagen, daß die vom Pilz infizierten Zellen durchaus den Charakter „hyperhydrischer“ im Sinne Küsters[31]) (pag. 74f.) haben. Diese sind bekanntlich charakterisiert durch eine abnorme Zellvergrößerung mit gleichzeitiger Abnahme des plasmatischen Inhaltes, demzufolge enormer Zunahme der Vakuolen, Neigung zu Hyperplasien, öfteren Teilungen der Zellen, auch wo diese im normalen Gewebe ausbleiben würden — und last not least dem sehr ausgeprägten Interzellularsystem zwischen sich. Namentlich unsere Fig. 17 *h* wird uns dies bestätigen. Nun sahen wir aber oben, daß die Neuanlagen des Stammes als ganzes unter besonders xerophytischen Bedingungen sich befinden müssen, da der Pilz zur Zeit ihres Auswachsens die Wasserleitungsbahnen in Anspruch nimmt. Und ebenso würde jede — nun sagen wir — „naive“ Betrachtung der dicken lederartigen pilzdeformierten Blätter xerophytische Bildungen im Gegensatz zu den „hygrophilen“ nicht infizierten sehen. Der scheinbare Widerspruch löst sich

ziemlich leicht, wenn wir von dem mikroskopischen Bilde abstrahieren und auf den Charakter der Zellen in physiologischer Hinsicht mehr achten. Anatomische Einrichtungen zur Erschwerung der Transpiration, wie man sie bei Sukkulenten so oft beschrieben hat, finden sich in der Tat nicht, auch die Zellen der Epidermis besitzen durchaus keine besonders verdickte Cuticula, ja die Zahl der Spaltöffnungen ist auf der Oberseite der pilzbefallenen Blätter gegen die nicht infizierten noch erhöht, worauf übrigens schon Fentzling[9]) (pag. 9) aufmerksam macht. Nun hat aber Stahl[62]) bereits vor 12 Jahren darauf hingewiesen, wie eine stets genügende Wasserzufuhr durch Erhöhung des osmotischen Druckes und zwar durch Speicherung von Zucker oder anderer löslicher Kohlehydrate zustande kommen könne und Fitting[12]) hat jüngst gezeigt, wie dieses Prinzip im extremen Maße bei den Wüstenpflanzen zur Anwendung gekommen ist, nur daß hier zumeist bestimmte anorganische Salze die ungeheure Steigerung des osmotischen Druckes herbeiführen. Doch erscheint es auch Fitting[12]) (pag. 261 bis 262) selbst wahrscheinlicher, daß in vielen Fällen lösliche Kohlehydrate das wirksame Agens sind. Wenn wir nun Querschnitte der lebenden pilzinfizierten Blätter von Euphorbia Cyparissias in Lösungen von KNO_3 tun, so wird uns auffallen, wie hoch auch hier der osmotische Druck zuweilen sein kann. Natürlich variiert er, aber namentlich Zellen des Mesophylls, also des vom Pilz veränderten „Wassergewebes“, können dann auch zu ganz respektablen Höhen kommen, ohne natürlich die von Fitting für die Wüstenpflanzen gemessenen irgendwie zu erreichen.

Bei 0,5 gM KNO_3 waren immer erst bestenfalls sehr wenige Zellen plasmolysiert, mehr schon (bei gut wachsenden, also auch gut CO_2 assimilierenden Blättern) bei 0,75 gM. Aber ich sah in einigen Fällen selbst, daß sogar bei 1 gM KNO_3 noch keine Plasmolyse eintreten konnte und erst, nachdem ich dem Präparat ein paar Tropfen von 1,5 gM Lösung zugesetzt hatte, das Gewünschte erreicht wurde. Wie gesagt, solche Fälle sind die Ausnahme, aber sie kommen doch vor, und wenn ich für die von mir untersuchten pilzinfizierten Blätter im Durchschnitt KNO_3-Lösungen von 0,5—0,75 gM anwenden mußte, so wären diese immer noch größer gewesen als z. B. die Zellen des „Schwellgewebes“ in den Cyclanthera-Früchten, die jüngst v. Guttenberg[20]) genauer untersuchte. Hier war der osmotische Druck isotonisch mit einer 0,45 gM betragenden Salpeterlösung und der Autor macht darauf aufmerksam, daß dieses schon einem Druck von 14—15 Atmosphären entspräche. Ein Minimum von 15—20 Atmosphären Druck in der assimilierenden Zelle wird man in unserem Falle also an-

zunehmen haben. Eine Prüfung mit der „Trommer'schen Probe" zeigte mir dann auch sehr große Mengen von Zucker, die $CuSO_4$ zu reduzieren vermochten und daneben nur ganz vereinzelt einige Stärkekörnchen. Die Stärke der Milchröhren war aber stets in völlig typischer Form und Menge vorhanden.

Stahl macht in seiner oben zitierten Abhandlung schon darauf aufmerksam, daß Euphorbia Cyparissias auch ohne Pilzinfektion zu den Saccharophyllen gehört*). Auf pag. 561 weist er ausdrücklich darauf hin, daß Blätter, die „nach einem sonnigen Tag in den Nachmittagsstunden gesammelt" waren, „nur wenig Stärke" führten. Ich kann dies bestätigen. Wenn ich auch manchmal, namentlich wenn die abgeschnittenen Sprosse einen Tag im Glase Wasser an einem Südfenster des Institutes tagsüber gestanden hatten, so viel Stärke vorfand, daß schon äußerlich die Blätter bei der Jodprobe blauschwarz-marmoriert waren, so waren das doch die Ausnahmen, und ebenso leicht fand ich Blätter, die fast nur Zucker und keine Stärke führten. Daran ist also festzuhalten, daß auch ohne den Pilz in den Euphorbia Cyparissias-Blättern Zucker als Assimilat gespeichert wird und damit einen relativ höheren osmotischen Druck herbeiführen muß. Ich erwartete nun, daß sich sehr wesentliche Differenzen in der Höhe des osmotischen Druckes bei gesunden und pilzinfizierten Blättern herausstellen würden. Aber ungeachtet vieler Mühe, die ich mir gab, solche aufzufinden, muß ich doch bekennen, daß von nennenswerten Unterschieden nicht gesprochen werden kann, daß trotz größerer Wasserzufuhr die Blätter also nicht hygrophiler geworden sind und die größere Xerophilie der pilzinfizierten im wesentlichen durch ihre größere Dicke vorgetäuscht wird.

Natürlich ist es nun nicht ohne weiteres gesagt, daß der hohe osmotische Druck in den pilzfreien und den pilzinfizierten Zellen durch die gleichen Stoffe bedingt ist. So könnte ja z. B. der Pilz durch seine Haustorien auch Salzlösungen in die Zelle diffundieren lassen, die der gesunden Zelle fehlen. Das läßt sich mikrochemisch nicht sehen. Jedenfalls zeigen pro Flächeneinheit die Mengen von reduziertem $CuSO_4$, die auf den Zucker als Hauptquelle des Druckes schließen

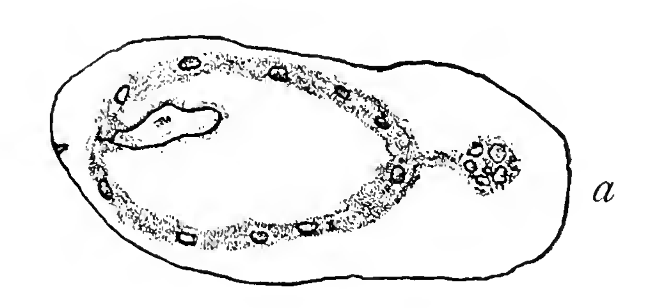
---

*) Schimper[58]) (Spalte 784) sah bereits, daß sich die einzelnen Euphorbia-Arten hierin verschieden verhalten. Während z. B. E. Lathyris, E. helioscopia und trigonocarpa reich an Glukose und arm an Stärke waren, repräsentierten E. Peplus und E. verrucosa das entgegengesetzte Extrem und E. heterophylla steht ungefähr in der Mitte zwischen diesen beiden Typen. Je mehr Stärke gespeichert wurde, desto mehr befand sich in den Zellen auch Diastase, um die Stärke wieder in lösliche Form zu bringen.

lassen, keine Unterschiede. Die extrem hohen Werte wurden zwar nicht erreicht, aber da sie auch bei den pilzinfizierten selten waren, kann dies auf einem Zufall beruhen. Im allgemeinen waren also bei 0,5 gM KNO_3 höchstens die Epidermiszellen plasmolysiert, bei 0,75 dann schon die meisten des Mesophylls. Dieses Ergebnis ist auffallend. Denn wenn ungefähr die gleichen Konzentrationen von Zucker in den pilzfreien und den pilzbefallenen Zellen vorhanden sind, letztere aber sehr viel größere Vakuolen haben, so muß in ihnen pro Zelle auch mehr von den osmotisch wirksamen Substanzen vorhanden sein als in ersteren. Es ist aber in hohem Grade wahrscheinlich, daß die Assimilationstätigkeit der pilzinfizierten Blätter, namentlich gegen das Ende ihres Lebens hin, wo schon das Pilzmyzel sich sehr in ihnen ausgebreitet hat, wesentlich kleiner als die der normalen ist. Die bleiche Farbe und die geringere Zahl der Chloroplasten sprechen wenigstens sehr dafür. Eine exakte physiologische Beweisführung ist deshalb schwierig, weil eine Trennung der beiden Konstituenten, des Pilzes und der Euphorbia, mit Rücksicht auf ihre nebeneinander her verlaufenden Stoffwechselprodukte schwer durchzuführen sein wird. Wenn aber weniger organische Substanzen gebildet und doch mehr in der Zelle vorhanden sind, so müssen entweder vom Pilz solche in die Zelle hineingeführt sein oder die Ableitung der von der Euphorbia-Zelle gebildeten vermindert sich. Das erstere ist deshalb unwahrscheinlich, weil nicht einzusehen ist, warum der Pilz eben jene Stoffe in die Zelle hineinbefördern sollte, die er sich selbst wieder zur Nahrung herausholt und wir andere nicht nachgewiesen haben. Daran besteht wohl kaum ein Zweifel — und auch v. Guttenberg[19]) (pag. 6) weist an den von Albugo candida befallenen Capsella-Zellen darauf hin —, daß „eine große Ansammlung von Kohlehydraten stattfindet, welche ausschließlich dem Pilz zugute kommen, was bereits Wakker veranlaßte, von einem Nährgewebe zu sprechen“. — Die ungenügende Ableitung der organischen Stoffe nach den Bildungsgeweben der Wirtspflanze — es sei vorläufig noch dahingestellt, weshalb sie vorhanden ist — wird uns auch erklären, warum der Vegetationspunkt meist vorzeitig abstirbt oder seine Zellen den meristematischen Charakter verlieren, trotzdem sie vom Pilz selbst nicht angegriffen sind. Neben den verminderten Wasser- und Nährsalzmengen erhalten sie nun auch noch verminderte organische Nahrung.

Unsere vorhin erwähnten Plasmolyseversuche waren für mich noch in einer anderen Hinsicht von Interesse. Sie erlaubten nämlich bekanntermaßen eine leichte Übersicht über den Umfang der Zellmengen, die jedesmal von dem Pilze abgetötet waren. Es überraschte, zu sehen,

daß die Lebensfähigkeit eine sehr große war. Zellen, die bereits in ihrem Innern größere Haustorien aufwiesen, ließen ein promptes Abheben ihres Plasmabelages von der Zellwand eintreten. In den meisten Fällen blieb nun das Haustorium dabei in so engem Zusammenhange mit dem Plasma der Wirtszellen, daß die dünne Verbindung mit der interzellular verlaufenden Hyphe riß (Fig. 20*a*). Aber in einigen Fällen war es doch auch möglich, durch Plasmolyse den Plasmakörper der Wirtszellen von den eingedrungenen Haustorien zu trennen (Fig. 20*b*). Und nach Rückgang der Plasmolyse legte sich das Plasmoderma der Euphorbiazelle wieder ganz um das eingedrungene Haustorium herum. Solche Fälle beweisen am besten die Selbständigkeit der beiden nun in einer Zelle eingeschlossenen „Symbionten". Speziell von neueren Autoren weisen ja z. B. W. Magnus [42]) pag. 211 ff, pag. 235 und v. Guttenberg [19]) mehrfach darauf hin, daß selbst in Fällen, bei denen eine völlige „Durchbohrung" der Zellen uns vorzuliegen scheint, doch nur eine Einstülpung, ein Vorsichherschieben der Wirtszellplasmen für den Pilz in Frage kommt resp. sofort neues Plasmoderma gebildet wird.



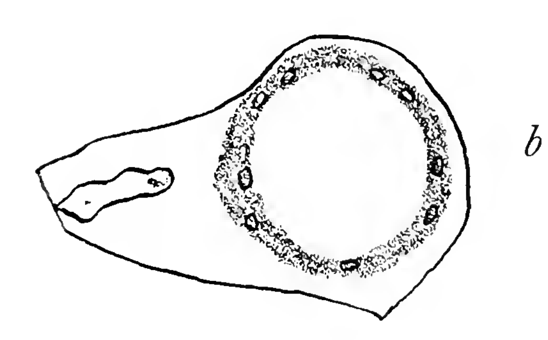


Fig. 20 *a* u. *b*. Mesophyllzellen eines pilzinfizierten Blattes von Euphorbia Cyparissias bei Plasmolyse. In *a* ist der Haustorienstiel dabei durchgerissen, in *b* haben sich Haustorium und Wirtszellplasma deutlich getrennt. Vergr. ca. 600.

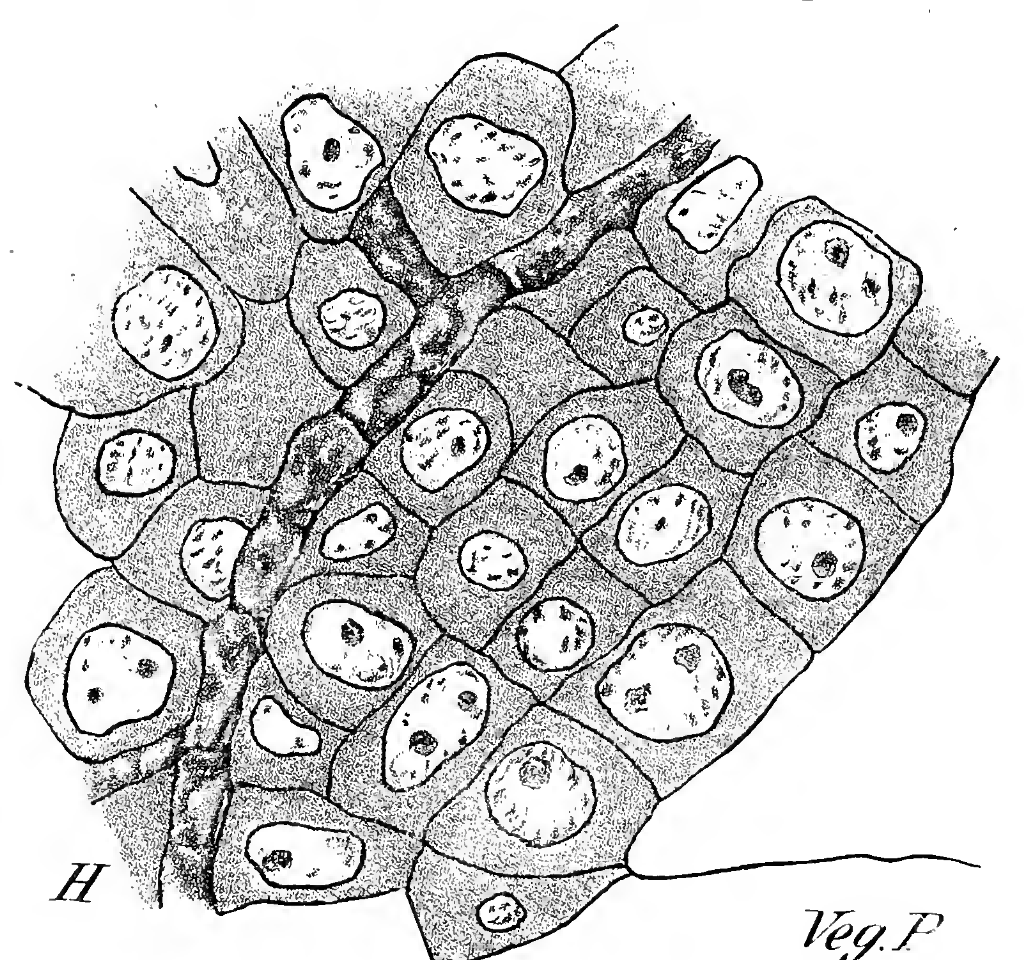


Fig. 21. Teil einer jungen infizierten Blattanlage von Euphorbia Cyparissias in der Winterknospe. Die Hyphen bleiben rein interzellular. *Veg.P* Vegetationspunkt, *H* Hyphe. Vergr. ca. 1600.

Unsere nächste Aufgabe wird naturgemäß sein, zu verfolgen, wann sich bei der Entstehung eines jeden Blattes dieser Angriff der Wirtszellen durch den Parasiten zuerst geltend macht. Da müssen wir wieder mit Nachdruck betonen, daß dies noch nicht der Fall ist, so lange die Blattanlagen in der Winterknospe lauter Zellen von embryonalem Bau haben. Fig. 21 zeigt uns, daß zu dieser Zeit die Hyphen streng interzellular verlaufen und niemals Haustorien in die Zellen entsandt werden. Die Verhältnisse liegen also zunächst genau so wie am Vegetationspunkt. Sehr bald, nachdem nun aber die Blätter aus der Knospe austreiben, sehen wir die Zellen des Meso-

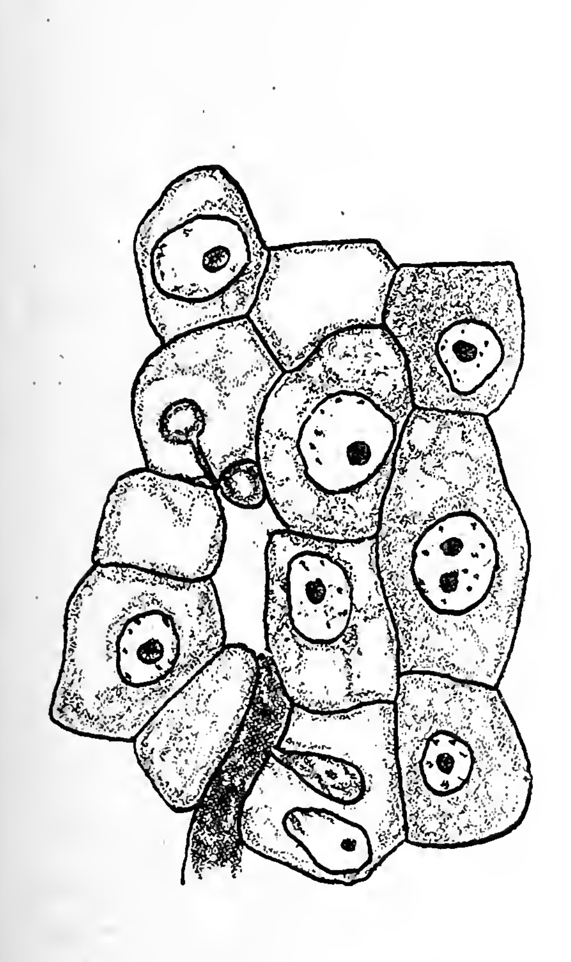


Fig. 22. Zellen aus einem jungen, eben ausgetriebenen infizierten Blatte. In zwei sind Haustorien eingedrungen. Das Gewebe beginnt sich zu lockern. Vergr. ca. 1600.

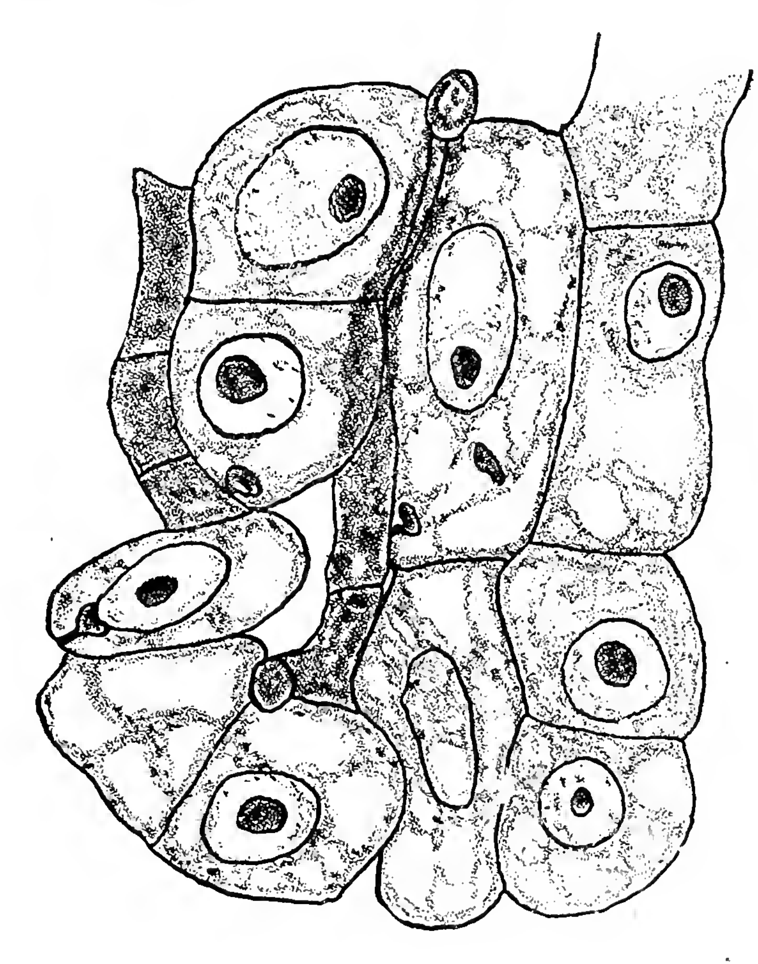


Fig. 23. Desgl. Die Zellen haben sich bereits vergrößert und sind z. T. in neue Teilungen eingetreten. In mehreren sieht man die kleinen Haustorien. Vergr. ca. 1600.

phylls wie der Epidermis den ursprünglichen Charakter verlieren. Vakuolen treten in immer größerer Zahl auf. Und jetzt findet man auch die ersten knopfartig in sie hineingesandten Haustorien. Da niemals solche vor der Vakuolenbildung gesehen wurden, dürfen wir diese wohl als Vorbedingung für die Formierung der „Saugorgane" des Pilzes auffassen. Die Hyphen dürften wieder von den durch das Plasmoderma der Wirtszelle herausdiffundierten Stoffen aus den Vakuolen und wahrscheinlich wohl wieder von den darin enthaltenen Zuckermengen einseitig chemisch beeinflußt werden. Der Reiz, der die

Hautschicht des Pilzes trifft, ruft dann wieder ein Auswachsen nach eben der Reizquelle hervor; der reine „Raum“parasitismus hat von diesem Moment an aufgehört.

Von nun an sieht man auch die ersten Veränderungen an den Wirtszellen, wenn man infizierte und nichtinfizierte Blätter miteinander vergleicht. Das erste neue Merkmal der Gewebe ist eine immer mehr zunehmende Vergrößerung ihrer Vakuolen, die zuweilen bis zu sehr großen Dimensionen gehen kann und vielleicht durch „Einpumpen“ des Wassers vom Pilz her mit zustande kommt. Einen ersten Anfang nach dieser Richtung sehen wir in Fig. 23; in drei der abgebildeten Zellen ragen von den interzellularen Hyphen die kleinen Haustorien hinein. Gleichzeitig beginnt die Lückenlosigkeit des Zellverbandes aufzuhören. Und dies steigert sich bald noch sehr viel mehr (Fig. 24), die Interzellularen können dann die Breite der Zellen erreichen, ja sie übertreffen. Verfolgen wir das Blatt von der Spitze nach der Basis, so läßt sich das allmähliche Vorschieben der wachsenden Hyphen zwischen den Zellen und die successive Verbreiterung der Interzellularen gut beobachten.

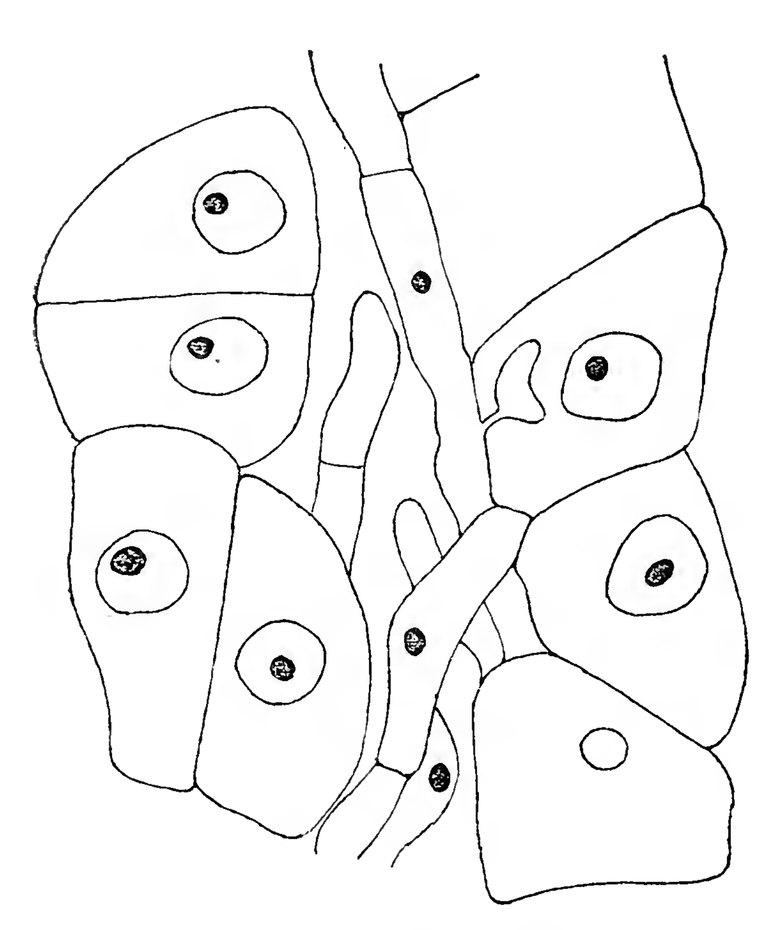


Fig. 24. Die Zellen haben sich noch mehr vergrößert, zwischen ihnen sind schon größere Interzellularen vorhanden, die der Pilz z. T. einnimmt. Vergr. ca. 1600.

Gleichzeitig fällt auch auf, daß gegenüber dem nicht infizierten Blatte die Zahl der Zellen sich zu vergrößern beginnt. Auch auf unserer Fig. 24 ist unschwer zu sehen, daß die beiden großen Zellgruppen links aus je einer Mutterzelle durch Teilung erst vor kurzem hervorgegangen sind*).

Außer der Zellvergrößerung, Zelltrennung und Zellteilung muß nun aber der Pilz noch eine qualitative Umgestaltung der Zellform vorzunehmen instande sein. Wir ersahen ja aus unseren früheren Darlegungen, wie sehr sich im ausgewachsenen Blatte die Zellen an

---

*) Die Figuren wurden von jungen eben ausgetriebenen etiolierten Blättern genommen, wo die störenden Chlorophyllkörner wegfielen. Der Zucker muß hier wohl von den Stärkereserven des Stammes herkommen.

„gesunden“ und „kranken“ Pflanzen unterscheiden. In welcher Weise das der Pilz tut, wissen wir vorläufig nicht. Versuchen wir deduktiv vorzugehen, so wäre zu sagen, daß nach Noll[52]) für die Gestaltungsdeterminierung der Zelle die Hautschicht allein verantwortlich zu machen ist. Hier ist nach diesem Autor allein das embryonale Plasma sensu strictissimo. Und aus der gesehenen qualitativen Formveränderung der Zelle könnten wir dann in unserem Falle auf eine Veränderung ihres Plasmoderma unter dem Einfluß der Nachbarschaft des Haustorium schließen. Dieses wird mir zu um so größerer Gewißheit, als mindestens die neue sich gegen das Haustorium abgrenzende Hautschicht, die ja notwendigerweise nicht nur auf einem „Einstülpen“ der alten, sondern auch auf einer Vergrößerung dieser beruhen muß, erst unter unmittelbarem Einflusse des Haustoriums sich anlegt resp. weiter wächst. Damit würde aber eine andere End- und Exosmose als bei der „normalen“ Zelle zu postulieren sein.

Seit langem wissen wir, wie stark durch veränderte Lichtverhältnisse die Schwammparenchym- und Palisadenzellen der Blätter verändert werden können. Erst vor kurzem haben aber Lepeschkin[35]) und Tröndle[66]) unabhängig von einander nachgewiesen, daß schon die wechselnde Belichtung auf die „Durchlässigkeit“ der Plasmamembran ändernd wirkt. So erscheint ein kausales Verständnis der „neuen“ Zellformen des Schattenblattes gegenüber denen des Sonnenblattes oder umgekehrt angebahnt. Wenn wir den oben erwähnten hohen osmotischen Druck der pilzinfizierten Zellen, andererseits aber deren geringere Photosynthese berücksichtigen, so dürfte eine Erschwerung der Zuckerableitung anzunehmen sein, die Permeabilität des Plasmoderma somit sinken. Das wäre also das gleiche wie nach Verdunkeln in Tröndles Versuchen, und dieser Autor hat ja (pag. 251ff.) zpeziell auf die biologische Bedeutung davon hingewiesen.

Aber wir wollen den Vergleich der pilzinfizierten mit den schwach belichteten Zellen nicht zuweit treiben, denn sonst müßten wir konsequenterweise eine nahe Parallele zwischen etiolierten und völlig pilzbefallenen und -durchzogenen Pflanzen anstreben und jeder Vergleich zeigt uns, welche Differenzen in der Gewebs- wie in der Zellausbildung da doch vorhanden sind. Etwas gemeinsames bei den beiden Außenwirkungen kann man doch darum annehmen. Ich erinnere hier an die Worte von Baur[4]) (pag. 26) über Sonnen- und Schattenblätter: „Was es übrigens für Faktoren sind, welche den Blattbau so weitgehend modifizieren, ist nicht bekannt, in letzter Linie natürlich das Licht, aber die Wirkung ist wohl eine sehr indirekte. Es scheint nach Beobach-

tungen von Matthuse, daß die ganz jungen Blätter, welche eine reichliche Menge von Assimilaten, d.h. Zucker im wesentlichen zur Verfügung haben, den Bau der Lichtblätter bekommen und die Blätter, die in ihren ersten Stadien hungern, den Bau von Schattenblättern". Nichts steht nun aber im Wege, auch die Form der pilzbefallenen Zellen als eine der möglichen Hungerformen anzusehen, da ja fortwährend durch die Haustorien ihre notwendigen Nährstoffe — und wohl wieder in erster Linie Zucker — fortgenommen werden.

Immer nur sah ich eine typische Zellveränderung, nachdem ein Haustorium auch wirklich dabei mitgewirkt hatte. In den Fällen, in denen aus irgend welchem Grunde das Myzel nicht das ganze Blatt durchzogen hatte, war ebenso wie da, wo das Blatt schon in seiner normalen Struktur angelegt war, als das Auswachsen der Hyphen begann (so fast immer an den untersten Blättern des Stammes) zum Teil noch die typische Differenzierung in Palisaden- und Schwammparenchym eingetreten. Hierin muß gegenüber gewissen tierischen Gallenbildnern und manchen (pflanzlichen) Chytridiaceen ein Unterschied liegen. Wir sahen ja eingangs unserer Abhandlung, daß man hier von „Fernwirkungen", d. h. also von Weiterleitungen des Reizes auf die Hautschicht gesunder Zellen sprechen durfte.

Das Zusammenleben der durch den Pilz „umgeformten" Blattzellen mit den Haustorien ist, soweit ich sehe, ein ziemlich friedliches. Die beiden Symbionten sind eben ja auch sonst besser aneinander angepaßt als etwa die von Zach[72]) studierten Getreide-Uredineen*) oder manche der von v. Guttenberg[19]) untersuchten Pilze an ihre Wirtspflanzen.

Vor allem ist hervorzuheben, daß zwar eine Kernvergrößerung vorkommt — wie sich ja auch die Zelle vergrößert —, daß aber zunächst die charakteristischen Veränderungen fehlen, die manche von Pilzen hervorgerufenen Hypertrophien so auszeichnen. Wir brauchen da nur an die lappigen Formen, die z. B. v. Guttenberg[19]) für die von Ustilago Maydis oder Puccinia Adoxae befallenen Wirtszellen abbildet (Taf. II, Fig. 14 und Taf. IV, Fig. 10) zu erinnern. Noch in Zellen, die bereits ziemlich große Haustorien besitzen, haben wir völlig runde

*) Aber auch für die Bromus-Zellen, die von den Haustorien der Puccinia bromina befallen sind, erwähnt z. B. Marshall Ward[44]) (pag. 40) ausdrücklich: „One of the most surprising features of the invaded cells is the longevity of their cell-contents. Even in preparations of tissue thoroughly infested for some days . . . the nucleus, chlorophyll-corpuscles and cytoplasm may retain their form and colour, and even their normal capacity for staining."

Nuclei, deren feingekörntes Chromatinnetz die Vorstellung einer besonderen „Aktivität“ ausschließt. Ja häufig genug finden wir Kern und Haustorium räumlich ziemlich weit getrennt, und wir wissen doch sonst, wie sehr in den pilzbefallenen Zellen sich beide gegenseitig anziehen (siehe die Diskussion bei v. Guttenberg[19]) pag. 43 ff.). Die mikroskopischen Bilder der Kerne aus den Blattzellen von Euphorbia Cyparissias sprechen somit nicht für die Beziehungen, die v. Guttenberg z. B. für die von Adoxa Moschatellina und den Puccinia-Haustorien annimmt, wo diese speziell von dem Chromatin chemotropisch gereizt und genährt zu werden scheinen. Auch mir fiel es oft auf, wie relativ chromatinarm die Kerne schließlich werden, aber das gleiche würde auch bei allgemeinem Hungerzustande der Zelle infolge Fortnahme notwendiger Nährstoffe eintreten. Die Chlorophyllkörner zeigen in den infizierten Zellen ebenfalls vorläufig noch kein Anzeichen einer Degeneration.

Wirklich irreparable Veränderungen waren in den Zellen nur in unmittelbarer Nähe der „Fruchtformen“ des Pilzes zu sehen, also kurz bevor der von der Wirtszelle eingenommene Raum von den interzellularen Hyphen in Beschlag genommen wird. Und da fielen dann in der Tat die von Zach für seine Objekte geschilderten Absonderlichkeiten auf. Ich verweise auf meine Fig. 25, die klarer als lange Beschreibungen das Wesentliche zeigen wird. Der hypertrophische Kern der Wirtszelle ist häufig mit einem Haustorium zu einer scheinbaren Einheit verschmolzen, er speichert intensiv Farbstoff und läßt nun eine Differenzierung im Inneren nicht mehr erkennen. Häufig sieht er — nach seinen Falten zu urteilen — geschrumpft aus. Doch ist daran festzuhalten, daß auch ohne unmittelbare Nähe des Haustoriums die „Zellvergiftung“ so weit geht, daß ähnliche Nukleardegenerationen zu beobachten sind und daß ebenso zwischen derartig veränderten Zellen auch wieder einige ziemlich unveränderte liegen, die als einziges Zeichen der stattgehabten Infektion gewisse ölartige — die Osmiumsäure zu Osmium reduzierende — Tropfen erkennen lassen. Soweit ich Zach verstehe, sieht er in diesen immer „Exkretkörper“, die aus Resten der Haustorien mit dem Wirtszellplasma entstanden sind*). Einen gleichen Schluß vermag ich für unser Objekt mit Sicherheit nicht zu ziehen. Aber es erscheint mir auch wahrscheinlich, daß es sich um Reste von Haustorien handelt, deren Substanzen irgendwie

---

*) Die Abbildung Taf. IV, Fig. 12 für Puccinia bromina [Marshall Ward[44])] läßt vermuten, daß auch reine Haustorien ein ähnliches Aussehen gewinnen können.

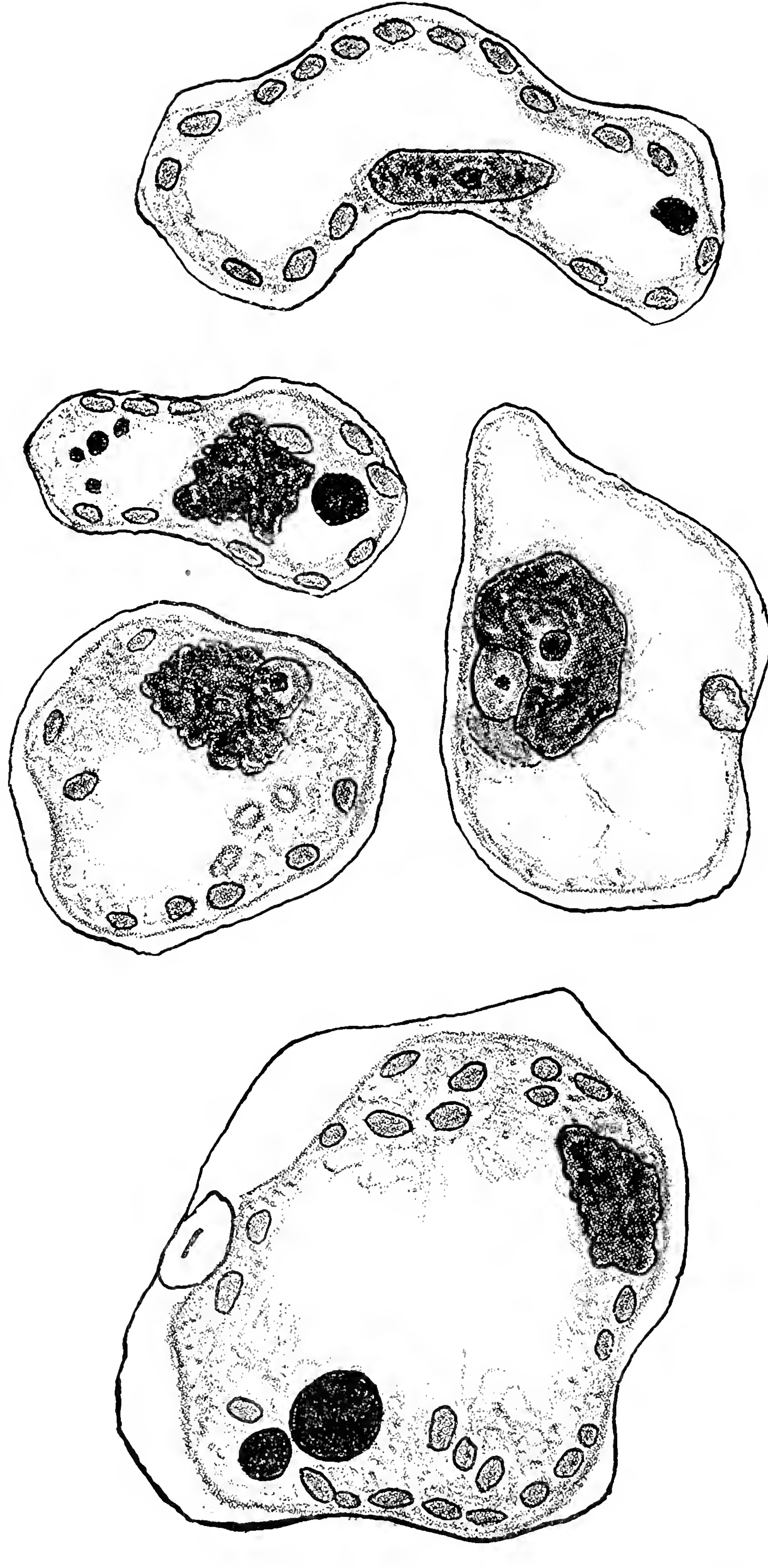


Fig. 25. Zellen aus infizierten Blättern kurz vor ihrer Degeneration. Die Kerne speichern intensiv Farbstoffe und sind ohne erkennbare Struktur, häufig mit Haustorien zu scheinbarer Einheit verschmolzen. Außerdem fallen die Osmiumsäure reduzierenden „Exkretkörper“ auf. Vergr. ca. 1600.

von der Wirtszelle verändert worden sind. So hat Zach unzweifelhaft recht, wenn er jetzt von einer Art „Kampf“ zwischen den beiden Plasmen spricht. Das Ende ist wohl immer der Tod beider. Von großem Interesse wäre der chemische Nachweis, wieso die beiden bis dahin harmlosen „Symbionten“ nun plötzlich diesen gegenseitigen Vernichtungskrieg führen. Gerade für eventuelle mikrochemische Forschung scheinen mir hier noch interessantere Probleme vorzuliegen als für vergleichend morphologische. Im einzelnen kann man überaus mannigfache Bilder von derartigen Degenerationszuständen sehen, die alle zu schildern wohl zu weit führen würde. Her-

vorheben will ich nur noch, daß die Chlorophyllkörner meist sehr lange unverändert bleiben, während Zach für seine Objekte frühe Zerstörung und körnige Degeneration angibt.

Nachdem die Sporen des Pilzes gereift sind, fallen die Blätter ab, und wir sahen ja oben, wie damit auch der ganze Entwicklungszyklus des Pilzes für das Jahr beendet ist. Irgendwie muß von dem absterbenden Myzel, das sich in der Bildung der Sporen „erschöpft", auch eine Hemmung nach dem Myzel weitergeleitet werden, das am Vegetationspunkt des Stammes geblieben war. Trotzdem dieses äußerlich ganz gesund aussieht, wächst es nicht mehr in die nun noch eventuell austreibenden Blätter ein. Aus den umfangreichen Studien von Klebs und seiner Schule (s. die Zusammenfassung [29]) wissen wir, wie eine Erschöpfung des vegetativen Myzels und sein Aufgehen in Sporenbildung durch das Vorhandensein oder Aufhören bestimmter Nährstoffe kausal bedingt ist. Vielleicht wird hier das allmähliche Erlöschen der Photosynthese des Euphorbia-Blattes infolge zunehmender Zelldegeneration im Spiele sein. Aber die Hemmung des Myzels am Vegetationspunkte bliebe darum doch noch unklar und ich vermag z. B. nicht einzusehen, warum bei den in Türkheim gesammelten „ausgetriebenen" Blattschöpfen die Hyphen noch bis zur Basis der Blätter gelangten, dann aber nicht weiter wuchsen. Spekulationen darüber haben solange um so weniger Sinn, als eine künstliche Kultur der Uredineen unabhängig von ihrem „natürlichen" Nährboden bis zur Sporenproduktion leider bisher nicht möglich gewesen ist.

Gleichermaßen rätselhaft bleibt die Tatsache, daß das Myzel im unterirdischen Rhizom Sommer über zu ruhen scheint, jedenfalls nicht die Gewebe der Wirtspflanze vernichtet und erst im folgenden Frühjahr wieder einen neuen Impuls zum vegetativen Austreiben empfängt. Daß überhaupt das Myzel im Rhizom die „Krankheit" für die Euphorbia auch bei „Gesundung" der oberirdischen Stämme latent erhält, wurde bisher, soweit ich aus der Literatur ersehe, nur aus dem alljährlichen Aussprossen infizierter Achsen erschlossen. De Bary [2]) (pag. 96) erwähnt ausdrücklich, daß er wegen des Stärkereichtums des Rhizoms das Myzel nicht habe aufdecken können und auch Klebahn [28]) (pag. 56) gibt an, daß die bisherigen Untersucher nichts darüber sagen. Wenn Lindau [37]) (pag. 363) ohne weiteres von dem Vorhandensein des Myzels im Rhizom spricht, so geht doch aus seinen Angaben nicht klar hervor, ob er es gesehen oder nur erschlossen habe. Überhaupt habe ich aus der Zusammenfassung über „perennierende

Myzelien“ im Klebahn'schen Buch (pag. 54 ff.) den Eindruck gewonnen, daß vorläufig sehr wenig exakte Daten hier vorliegen.

Schnitte durch ausgewachsene infizierte Rhizomteile von Euphorbia Cyparissias zeigten denn nun in einer bestimmten Region außerordentlich viel „rudimenta“, wie der alte Tulasne sich ausdrücken würde (siehe das Zitat bei Klebahn[28]) (pag. 55). Es handelt sich dabei um gut gegliederte Myzelzellen*), aber sie verlaufen zum allergrößten Teile intrazellular. Wir haben, soweit ich sehe, es niemals mit irgendwie unter dem Einflusse des Wirtszellplasma degenerativ veränderten Haustorien zu tun. Aber es dürfte sich mit Sicherheit doch um Haustorien handeln, deren interzelluläre Hyphen abgestorben sind. Wir erwähnten ähnliches ja auch von dem oberirdischen Stamme, wenn auch die Verknäuelung da nie so weit ging.

Fig. 26 *a*.

Fig. 26 *b*.

Fig. 26 *a* u. *b*. Haustorienknäuel aus Rhizomzellen von infizierten Euphorbien. In *b* die Zelluloseumhüllung gestreift (schraffiert). Vergr. ca. 1600.

*) Merkwürdigerweise sind die meisten zweikernig, was mit aller Schärfe wegen der geringen Plasmamengen zu sehen ist. Auch sonst habe ich öfter zweikernige Zellen im interzellularen Myzel gesehen. Dies ist sonderbar, da die Zweikernigkeit doch erst von der Aecidiosporenbildung an datieren sollte. Ich kann hier nur darauf aufmerksam machen. Eine eingehendere Verfolgung des sich evtl. dabei ergebenden Problems liegt außerhalb unseres jetzigen Themas. Gelegentliche Angaben über Zweikernigkeit sind auch sonst in der Literatur vorhanden.

Ich fand die Pilzspuren fast nur im jüngsten Xylem, und hier wieder in den Holzfaserzellen, die aber parenchymatisch geblieben waren. Die Gefäße zeigten dagegen die typische Verholzung ihrer Wände. Wenn noch die Kerne der Wirtszellen vorhanden waren, sahen diese gesund aus, ein paar Mal ein wenig hypertrophiert und an der Oberfläche leicht gelappt. Das war alles. In der äußeren Rinde waren nur vereinzelte, im Mark fast gar keine Pilzreste — wenigstens bei den von mir geschnittenen Rhizomen.

Ein Auswachsen dieses intrazellularen haustorialen „Pseudoparenchyms", wie man fast sagen könnte (siehe auch unsere Fig. 26*a* und *b*), zu neuem interzellularem Myzel, das die Achselknospen des nächsten Jahres infizieren und den Pilz so von Jahr zu Jahr in einer Pflanze konservieren könnte, ist wohl nach allen unseren Kenntnissen ausgeschlossen. Zudem spricht auch die große Plasmaleere der Zellen direkt gegen die Möglichkeit, daß sie sekundär wieder „embryonal" zu werden vermöchten. So können unsere Präparate nur bezeugen, daß man wenigstens jeder Zeit ein Indizium auch aus beliebigen Rhizomteilen haben kann, ob ein bestimmtes Individuum einer Euphorbia infiziert war oder nicht.

Für die wirkliche Infektion der jungen Triebe müssen wir interzellulare Hyphen, genau wie wir sie an den oberirdischen Vegetationspunkten kennen lernten, annehmen, auch wenn wir nicht das Glück hatten, sie gerade zu treffen. Aber das prinzipiell wichtige: das Vorhandensein äußerlich gesund erscheinenden und trotz Weiterwachsen des Vegetationspunktes für eine bestimmte Zeit „ruhenden" Myzels kennen wir ja bereits und so erscheint dann für das Rhizom das Gleiche am natürlichsten. Zytologische Betrachtung ohne entsprechende Kulturmethodik dürfte auch hier kaum eine wirkliche Aufklärung ergeben. Vorläufig können wir nur vermuten, daß der Nährstoffmangel die Hemmungen des Wachstums mit hervorruft, da alle löslichen Kohlehydrate in Stärke umgewandelt werden. Ich gedenke die Frage weiter zu verfolgen. Dagegen beweist offenbar der Bau des infiziert gewesenen Holzes im Rhizom von Euphorbia, warum dieses nicht unbegrenzt weiterwachsen kann, sondern relativ bald abstirbt. Das wird uns namentlich deutlich, wenn wir ein Rhizom ansehen, das in der ersten Saison noch gesund war und hier typisches solides Holz entwickelt sowie alle Wände von Faserzellen und Gefäßen in normaler Weise verdickt hatte, und dann das Zuwachsgewebe des nächsten Jahres mit seinem überwiegend parenchymatischen Charakter dagegen halten. Die Widerstandsfähigkeit leidet eben unter der Infektion und so natürlich auch die Wasserzufuhr der

neu zuwachsenden Teile. Untersucht man solche „absterbenden“ Rhizome von Euphorbia, die im Sommer vorher vielleicht noch eine Menge stattlicher oberirdischer Sprosse getrieben hatten, so fällt einem auf, wie weich und mürbe die ganzen Gewebe sind und wie leicht sie sich zerdrücken lassen.

IV.

Aus meinen Darlegungen über das symbiontische Verhältnis zwischen Uromyces Pisi und Euphorbia Cyparissias haben wir ersehen, daß der „Parasitismus“ des ersteren nicht überall sich in gleicher Weise offenbart, daß vor allem die rein embryonalen Zellen der Vegetationspunkte gar nicht angegriffen werden. Sehen wir nun noch, was wir für Analogien dazu anzuführen hätten.

An erster Stelle wäre wohl der „Lolium-Pilz“ zu nennen, über den wir namentlich durch Freeman's[14]) sorgfältige Untersuchungen genügende Klarheit haben. So wissen wir, daß die Hyphen hier während ihres ganzen Lebens niemals Haustorien bilden: sie bleiben reine „Raumparasiten“ und beeinflussen ihre Wirtspflanze in keiner Weise formativ. Vom Vegetationspunkte des wachsenden Stammes resp. von den aus seinen Zellen diffundierenden gelösten Stoffen wird der Pilz offenbar chemotaktisch angezogen. Hier dringt er bis zu einer Entfernung von zwei Periklinalreihen nach außen vor, also ungefähr so weit, wie auch Uromyces in den Euphorbia-Vegetationspunkten. Ob das Myzel hier immer bleibt, hat Freeman nicht ganz klar ausgedrückt. Er betont nur, daß die Hyphen stets „for some distance“ unter dem Vegetationspunkte, besonders im Parenchym, zu sehen wären. Ebenso beobachtete Freeman, daß in den älteren Stammteilen die Hyphen desorganisierten. Da keine Haustorien vorhanden waren, kann hier somit jede Spur des Pilzes verschwinden. Hannig[21]) macht dann noch darauf aufmerksam, daß offenbar die einzelnen Rassen — oder besser gesagt: reinen Linien — von Lolium temulentum sich bezüglich der Widerstandsfähigkeit ihrer Vegetationspunkte etwas voneinander zu unterscheiden scheinen. So war das der Fall bei den in Cambridge und den in Straßburg beobachteten Exemplaren, da von ersteren viel mehr Samen als von letzteren gänzlich frei vom Pilz waren. In welcher Weise wir aber diese Freiheit „erklären“ sollen, ob etwa irgend eine physikalische oder chemische Resistenz anzunehmen sei, vermag Hannig auch nicht zu entscheiden (pag. 37). „Daß es aber bloßer „Zufall“ sein sollte, ob der Pilz an seiner Blüte vorbeiwächst oder nicht, ist nicht anzunehmen, da die Häufigkeit des Auftretens pilzfreier Pflanzen

z. B. in Cambridge und demgegenüber die Seltenheit dieses Falles bei uns (scil. in Straßburg) ja eine gewisse Gesetzmäßigkeit erkennen läßt."

Noch weit mehr als mit dem Loliumpilz müssen wir mit Uromyces Pisi die von Lang[33]) studierte Ustilago tritici vergleichen. Daß die Ustilagineen manche Übereinstimmung mit dem Loliumpilz biologisch aufweisen, erwähnt u. a. ja auch Freeman[14]) (p. 22). Gerade die Art der Invasion in der jungen Pflanze, das fortgesetzte Wachstum der Hyphen zusammen mit dem Vegetationspunkte des Stammes und das Absterben des älteren Myzels stimmen gut überein. Aber neben anderem ist doch „the invariable intercellular course of the hyphae . . certainly different from the usual conditions in Ustilagineae". Daß jedoch auch diese wenigstens eine Phase in ihrem Leben besitzen können, in der sie reine Raumparasiten sind, hat, soweit ich sehe, zum ersten Male Lang vor 2 Jahren für Ustilago tritici nachgewiesen. In seinem Résumée auf pag. 96 sagt er darüber: „Wenn wir jetzt den Verlauf der Infektion überblicken, so müssen wir die bedeutsame Tatsache feststellen, daß der Pilz in dem ganzen ersten Abschnitt seiner Entwicklung, vom Eindringen des Keimschlauches in die Narbe bis zum Ruhestadium im reifen Korn, das Gewebe seines Wirtes in keiner Weise angreift oder nachteilig beeinflußt." Und Lang selbst ist sich der theoretischen Wichtigkeit seines Fundes durchaus bewußt (pag. 97): „Durch alle unsere Beobachtungen wird also eine so vollkommene Anpassung des Parasiten an seinen Wirt festgestellt, daß wir in der pathologischen Literatur kaum ein Analogon finden dürften . . . Am meisten Ähnlichkeit . . . hat jedenfalls der Lolium-Pilz." Eine weitere Parallele zwischen Ustilago tritici und Uromyces Pisi ergibt sich darin, daß in dem Moment, in welchem das Myzel zu Zellen mit reichlichen Nährstoffen kommt (pag. 93), „eine sehr üppige Verzweigung beginnt". Im jungen Embryo des reifenden Samens breitet sich das Myzel mit Ausnahme der Gewebe in der Nähe der Radikula überall aus. „Selbst bis zum Scheitel des Vegetationspunktes sind die Hyphen vorgedrungen, und nur die äußere Begrenzung der Organe scheint dem Wachstum der Hyphen ein Ziel gesetzt zu haben." Ob auch jetzt noch hier wenigstens keine Haustorien gebildet werden, sagt Lang im Texte nicht ausdrücklich; aber auf der beigegebenen Abbildung (Fig. 13) sehen wir das Myzel streng interzellular verlaufen. Wie sich das Myzel in dem Vegetationskegel der im nächsten Jahre auswachsenden Weizenpflanze verhalten wird, gibt Lang noch nicht an. Ich vermute, daß hier die Ähnlichkeit mit Uromyces Pisi und dem Vegetationspunkt von Euphorbia ganz besonders zutage treten wird. Nicht vergessen

darf ich übrigens hinzuzufügen, daß Lang für Ustilago tritici das Vorhandensein einer bestimmten Modifikation des Myzels als Anpassung an die Winterruhe als erwiesen ansieht: die Wände der Hyphen verdicken sich, der Zellinhalt macht einen schaumigen Eindruck, im Innern sind wahrscheinlich Fettröpfchen abgeschieden. Für Uromyces Pisi haben wir ja leider eine solche besondere „Dauerform" des Myzels, etwa im überwinternden Rhizom, bisher noch nicht konstatieren können.

Außer in diesen beiden Arbeiten von Freeman und Lang habe ich nun, wenn wir von den sogenannten „ektotrophen Mycorrhizen" absehen, in der gesamten Literatur keinen einzigen Fall gefunden, in dem mit Sicherheit eine bestimmte haustorienlose Pilzphase für irgend ein Gewebe beschrieben ist. Immer sollen „gelegentlich" oder „hier und da" Haustorien in die Zellen entsandt werden, und wo sie fehlen, da scheint eben die Zelle vom wachsenden interzellularen Myzel direkt angegriffen und abgetötet zu werden. Es ist mir aber nicht zweifelhaft, daß sich nun, nachdem man einmal darauf aufmerksam geworden ist, die Beispiele für eine „raumparasitische" Phase der Parasiten häufen werden.

Dafür, daß im Entwicklungsgang der Uredineen-Myzelien gewisse vorläufig unerklärbare „Hemmungen" plötzlich einsetzen, die erst im Folgejahr überwunden werden können, bringt W. Müller[51]) ein gutes Beispiel, der das auf Euphorbia silvatica parasitisch lebende Endophyllum Euphorbiae silvaticae näher untersuchte. Die Entwicklungszeit dauert hier 2 volle Jahre (pag. 337): „Durch Infektion der Rhizomknospen gelangt der Pilz in neue Wirtspflanzen, überwintert dort, wächst mit der sich streckenden Knospe empor und bildet, falls er kräftig genug ist, im April und Mai Pykniden (denen bisweilen einige Aecidien folgen können), welche sich bald zurückbilden, ohne Spuren ihrer einstigen Anwesenheit zu hinterlassen. Nach der zweiten Überwinterung des Myzels im Stengel beeinflußt es im zweiten Frühjahre die Meristeme derart, daß eine typische Deformation entsteht und bildet im April und Mai blattoberseits Pykniden, denen dann die sofort keimfähigen Teleutosporen folgen, die in aecidienartigen Becherchen auf der Unterseite des Blattes entstehen." Wie die Hyphen sich am Vegetationspunkte verhalten, hat Müller leider nicht angegeben, er sagt nur (pag. 339), daß sie sich „bis dicht unter dem Vegetationspunkt" finden ließen. Sie verliefen in den Interzellularen, vornehmlich des Markes, doch auch der Rinde und sandten „da und dort Haustorien in die Zellen der Wirtspflanze". Warum eine formative Beeinflussung der Triebe und Blätter des ersten Jahres nicht stattfindet,

hat Müller gleichfalls nicht näher untersucht. Er betont ausdrücklich, daß die Blätter des ersten Jahres sich nicht von denen gesunder unterscheiden, während die des zweiten Deformationen, ähnlich denen bei Euphorbia Cyparissias, erfahren. Ob im ersten Jahr das Myzel überhaupt nicht in die Blätter kommt oder vielleicht nur streng interzellular verläuft, ohne Haustorien in die Zellen zu entsenden, wissen wir nicht. Sonst wäre noch zu bemerken, daß bei den formativen Veränderungen der Gewebe des zweiten Jahres sich auch einige Unterschiede gegenüber Euphorbia Cyparissias finden. Die Zellen des Blattes vergrößern sich zwar auch, aber ihre Zahl nimmt nicht zu, und die Interzellularräume zwischen ihnen scheinen sich nicht zu erweitern. Die „Hemmungen" bei der Gewebebildung in den kranken Pflanzen verliefen auch im Stamme nicht immer ganz gleich denen von Euphorbia Cyparissias. Das theoretisch Bedeutsamste für das Verhältnis zwischen Euphorbia silvatica und seinem Parasiten bliebe somit noch festzustellen.

Die übrige phytopathologische Literatur brauche ich nur zu streifen, umsomehr als ich so eingehende Analysen, wie wir sie versuchten, nirgends vorfand. Die vorhandenen Angaben zeigen indes schon zur Genüge, wie verschieden sich je nach den beiden zusammentretenden „Symbionten" das Zusammenleben gestaltet. Freilich wäre ein entgegengesetztes Verhalten von vornherein sehr unwahrscheinlich gewesen*).

Zuerst möchte ich kurz auf die Beispiele hinweisen, in denen normal der befallene Hauptsproß selbst noch in der Blütenregion dem Pilz entwachsen kann. Dies ist z. B. der Fall bei Puccinia Rübsaameni, die, wie wir durch P. Magnus[41]) wissen, auf Origanum vulgare „Hexenbesen" bildet. Ruth Stümpfli[61]) (pag. 250) berichtet darüber genauer. Dagegen verhält sich Puccinia Arrhenateri, die nach Eriksson[7]) Hexenbesen auf der Berberitze hervorruft, ähnlicher gewissen von uns im Freien gefundenen Euphorbia-Trieben. P. Magnus[39, 40]) legte den Verlauf der Hyphen hier völlig klar. Er zeigte, daß das Myzel im Mark der Langtriebe bis zum Scheitelmeristem wächst, „jedoch ohne in die Blätter einzudringen" (s. auch E. Fischer[10]) (pag. 5), und nur die Achselknospen, die für das nächste Jahr bestimmt sind, völlig infiziert und dann auch deren Blätter deformiert. v. Goebel[18]) (pag. 75) macht noch besonders darauf aufmerksam, daß bei dieser Hexenbesenbildung ja ein sehr starker Zufluß von Nährstoffen nach den sonst

*) Die von Wakker[69]) (pag. 538) für die verschiedenartigen Kategorien vorgeschlagenen Bezeichnungen: Kteinophyten, Hypertrophyten, Isotrophyten, Atrophyten haben sich nicht eingebürgert.

nicht austreibenden Knospen durch den Pilz bewerkstelligt wird und daß dies und nicht ein spezifisches Stimulans des Pilzes die Ursache für das Auswachsen sein könne. Aber es sind doch auch Fälle beschrieben, die vielleicht nur durch solche stimulative Wirkungen einmal zu erklären sein werden. Sind wir ja auch sonst geneigt anzunehmen, daß manchmal der erste Anfang einer „Vergiftung" gerade in einem gesteigerten vegetativen Wachstum besteht. Die Analogie mit den „luxuriierenden" Bastarden, für die Jost bekanntlich (Diskussion s. Tischler[65]) (pag. 113 ff.) solche Beziehungen annimmt, springt dabei in die Augen. Ich erwähne hier als willkürlich herausgegriffene Beispiele die Beobachtungen von Magnin[38]) an Anemone ranunculoides, die durch Aecidium leucospermum infiziert war, und die von Peglion[54]), der über den Einfluß von Sclerospora auf Gramineen arbeitete. Die Beeinflussung des Stammes und der Blätter bei pilzinfizierten Pflanzen kann naturgemäß so verschieden weit gehen, daß sich gemeinsame Gesichtspunkte kaum geben lassen. Eine Tendenz, „Kataplasmen" zu bilden, ist unbedingt bei sehr vielen vorhanden, ebenso die, sämtliche mechanischen Gewebe zu hemmen. Doch selbst davon berichtet Wakker[69]) (pag. 514) eine Ausnahme, indem bei Cirsium arvense, infiziert durch Puccinia suaveolens, eine verstärkte Sklerenchymbildung zustande kommen soll. Häufig findet man bei der Differenzierung der Blattgewebe das gleiche Verwischen der Unterschiede zwischen Palisaden- und Schwammparenchym wie in unserem Falle. Aber einige von Stromeyer[63]) studierte parasitische Ustilagineen, wie Ustilago Bistortarum auf Polygonum viviparum, Urocystis Anemones auf Ranunculus bulbosus oder die von Géneau de Lamarlière[15]) untersuchte Uredinee „Roestelia lacerata" (d. h. Gymnosporangium clavariaeforme) lassen auf ihren Wirtspflanzen gerade die Palisadenzellen sich in Form oder Reihenzahl vergrößern.

Und P. Magnus[39]) (pag. 152) macht darauf aufmerksam, daß die Blätter von Berberis vulgaris durch Infektion von Puccinia graminis in ihrem Palisadengewebe größer, durch die von P. Arrhenateri umgekehrt kleiner würden als die normalen. Ich will diese Angaben jedoch nur streifen, ebenso wie die über das Kleinerwerden der Interzellularen in den pilzbefallenen Blättern, statt daß diese, wie nach unseren Befunden zu erwarten gewesen wäre, Größenzunahme gezeigt hätten. Die Verringerung der Interzellularen sah Wakker[69]) z. B. bei den von ihm untersuchten Wirtspflanzen, so bei Urtica dioica, befallen durch „Aecidium Urticae" (Puccinia Caricis), Vaccinium Vitis Idaea, befallen durch Exobasidium Vaccinii, Sanguisorba officinalis, befallen durch „Xenodochus

carbonarius" (Phragmidium carbonarium), Frangula Alnus, befallen durch Puccinia coronata. Bei letzterer konstatierte Fentzling[9]) das nämliche und ebenso bei Tussilago Farfara, befallen durch Puccinia Poarum. Von sonstigen nenne ich nur noch Giesenhagen's[16]) (pag. 155) Angaben für seine durch Taphrina erzeugten Farnhexenbesen. Daraus sieht man, daß gerade ein wesentlicher Unterschied, der unsere auf Salzboden erwachsenen „hungernden" Euphorbiablätter von den pilzinfizierten schied, für die eben aufgeführten Blätter nicht zu Recht bestehen würde, die Umformung der Blätter durch den Pilz sich vielmehr auf derselben Linie bewegt, wie in unseren Kulturen auf verändertem Boden.

Ferner lehrt uns selbst eine Durchsicht der oft genannten Arbeit von v. Guttenberg[19]) (namentlich pag. 59ff.), wie verschieden sich die infizierten Zellen cytologisch verhalten, ohne daß ich weitere Publikationen hier anzuführen brauche.

Nur auf eine Eigentümlichkeit will ich noch aufmerksam machen, die sich mir bei der Lektüre der Abhandlung von Ruth Stämpfli[61]) aufdrängte, daß nämlich an denjenigen Pflanzen die Blätter besonders „deformiert" oder umgebildet zu sein scheinen, bei denen das Myzel im Stamme sehr kurze Zeit bleibt und bald nahezu restlos verschwindet. So sagt die Verf. ausdrücklich von Puccinia Bupleuri falcati auf Bupleurum falcatum (pag. 259). „Es gelang mir nicht, in irgend einem Gewebe Hyphen nachzuweisen" oder von Uromyces Valesiacus auf Vicia onobrychioides (pag. 261): „In keinem Gewebe konnten Hyphen nachgewiesen werden. Auch im Blattstiel ist keine Deformation zu konstatieren, ich konnte keine Hyphen auffinden". Es war aber das Schwammparenchym bei Bupleurum von ca. 50 μ auf 150 μ, bei Vicia von 90 auf 160 gestiegen, während die Palisadenschicht bei ersterer von 37 auf 20—25 μ, bei letzterer von 60 auf 37 μ abgenommen hatte. Im Gegensatz dazu war Phyteuma spicatum durch Uromyces Phyteumatum und Anemone virginiana durch Puccinia Anemones virginianae in den Blättern weit weniger modifiziert. Hier aber fanden sich jeder Zeit im infizierten Stamm resp. Blattstiel reichlich Hyphen und zwar in Rinde oder Mark. Ich möchte meinen, daß bei der erstgenannten Kategorie das Myzel sich hauptsächlich wie bei Euphorbia Cyparissias durch die Gefäßbündel verbreiten wird, und dabei schneller und nachdrücklicher die jungen Blattmeristeme zu beeinflussen vermag, als bei der zweiten Gruppe. Weiter kommt hinzu, daß das Myzel in seiner Hauptentwicklungszeit sich bei ersterer ganz auf die Blätter konzentriert, während es offenbar bei der zweiten Gruppe auch ferner durch die

Zellen des Blattstieles ernährt wird. Dies ganze Raisonnement soll natürlich nur eine Anregung geben, zu sehen, ob in der Tat derartige Beziehungen bestehen. Bei unserem jetzigen Unvermögen, die Formänderung der Blätter durch die parasitischen Pilze kausal zu verstehen, muß man eben sämtliche Möglichkeiten heranziehen, die zur eventuellen Aufklärung dienen könnten.

Denkbar schließlich wäre es auch, daß es Fälle geben kann, in denen der Pilz nur indirekt auf die Formveränderungen einwirken wird, etwa durch die erhöhte Nahrungszufuhr. Als mögliches Beispiel führe ich die jüngst von Iltis[24]) beschriebene intracarpellare Prolifikation bei Zea Mays an, hervorgerufen durch Ustilago Maydis, ferner die Fälle von Petalodie, von denen Klebs[30]) (pag. 36—37) zusammenfassend berichtet. Der beste Beweis dafür ist ja, daß auch ganz unabhängig von parasitischen Organismen ähnliches durch ganz andere stoffwechseländernde Faktoren erreicht werden kann, ohne daß wir sie übrigens vorläufig damit besser „verständen". Das gilt vielleicht auch für die schon oben erwähnten „Hexenbesen", denn v. Tubeuf sah, daß ähnliche bei der Fichte aus unbekannten „inneren Ursachen"[67]), bei der Zirbelkiefer, Syringa, Betula und Pistacia durch Milbenreiz entstehen können[68])! Doch damit kommen wir zu Erwägungen, die von anderer Seite genugsam angestellt sind. In erster Linie sei hier auf Klebs'[30]) Abhandlung und auf v. Göbel's „Einleitung in die experimentelle Morphologie der Pflanzen"[18]) hingewiesen.

Résumée.

1. Die von Uromyces Pisi in seiner Aecidien-Generation infizierten oberirdischen Sprosse von Euphorbia Cyparissias werden durch rechtzeitiges Verbringen in erhöhte Temperatur und mit Wasserdampf gesättigte Luft in ihren oberen Teilen pilzfrei und produzieren dann nur noch Blätter von normalem Aussehen. Diese Beeinflussung der Sprosse gelingt um so schneller, je eher der Pilz zur Pykniden- und Aecidienbildung kommt. Wird diese — etwa durch Lichtabschluß — verzögert, so werden die Sproßenden unter sonst gleichen Außenbedingungen nicht pilzfrei.

2. Für gewöhnlich geht das Pilzmyzel bis in den Vegetationspunkt der Euphorbia hinein und bleibt dort streng interzellular. Solange die Wirtszellen ganz plasmaerfüllt, „rein embryonal", sind, werden in sie niemals Haustorien entsandt.

3. Das erste Auftreten von Haustorien in den Zellen des Stammes oder der Blätter folgt immer der Vakuolenbildung etwas nach. Es

erscheint sicher, daß der Inhalt der Vakuolenflüssigkeit auslösend auf die Haustorienbildung wirkt.

4. Durch Veränderung der Außenbedingungen ist es möglich, auch den Zellen des Vegetationspunktes ihren rein embryonalen Charakter zu nehmen. In der freien Natur findet sich dieses normal kurz vor dem Aufhören des Längenwachstums. Sowie sich nun — etwa in der ersten oder zweiten Periklinalreihe — Vakuolen bilden, wachsen auch prompt Haustorien in sie hinein. Von diesem Augenblick an ist ein „Gesunden" der Sprosse unmöglich geworden. Wurden die Sprosse dagegen noch kurz vorher unter besonders günstige Wachstumsverhältnisse gebracht, so können sie dem Pilzmyzel „entwachsen".

5. Vegetationspunkte, die schon einen ganzen Schopf von normalen Blättern produziert haben, können dabei doch noch interzellulares Myzel aufweisen. Dieses vermag aber dann nur noch bis zu den Blattbasen vorzudringen. Cytologische Anhaltspunkte für den Charakter der Hemmung ergaben sich nicht. Zeitlich fällt diese zusammen mit der „Erschöpfung" des Myzels in den Blättern durch Sporenproduktion.

6. Sind einmal die Vegetationspunkte pilzfrei geworden, so bleiben sie auch gesund. Ein Nachwachsen des Myzels vom Rhizom aus ist anscheinend unmöglich.

7. Die schnelle Verbreitung der Hyphen beim Austreiben der Euphorbia-Winterknospen wird dadurch begünstigt, daß das Myzel vorzugsweise in den Gefäßbündeln — und hier wieder in den Gefäßen — wächst. Haustorien werden innerhalb der Gefäße nicht gebildet. Die Cambiumzellen werden nie angegriffen. Außerdem finden sich Hyphen in den Parenchymzellen des Markes und — sehr wenige — auch in der Rinde.

8. Das wachsende Myzel stirbt von rückwärts her ab. Als Zeichen der Infektion bleiben in Mark und Rinde nur die sehr stark geknäuelten Haustorien in den Zellen zurück, die dann schließlich auch degenerieren. Die Gefäße sind bald wieder völlig pilzfrei.

9. Die formative Beeinflussung des Stammes ist außerordentlich gering. Die vorhandenen Differenzen gegenüber den nicht infizierten lassen sich auf den Schwäche- oder Hungerzustand der Achsen zurückführen.

10. Es besteht in Stamm und Blättern eine weitgehende Abhängigkeit der Lokalisation des Pilzmyzels vom Zuckergehalt der Euphorbiagewebe, wie sich durch die „Trommer'sche Probe" leicht erweisen läßt.

11. Die pilzinfizierten Blätter haben wie die normalen infolge des hohen Zuckergehaltes ihrer Zellen eine große Saugkraft, demzufolge sind sie als relativ „xerophytisch“ gebaut zu bezeichnen, auch wenn anatomische Einrichtungen zur Verhinderung übermäßiger Transpiration fehlen.

12. Trotz des größeren Wassergehaltes der Zellen im pilzinfizierten Blatte und der geringeren Ausbildung der Assimilationsgewebe ist der osmotische Druck hier nicht kleiner, sondern eher größer als in den unbeeinflußten Zellen. Damit wird eine Veränderung in der Schnelligkeit der Zuckerableitung resp. eine Änderung in der Durchlässigkeit des Plasmoderma wahrscheinlich.

13. Die charakteristischen Veränderungen in den Blattgeweben, die durch die Pilzinfektion hervorgerufen sind, bestehen 1. in einer Formveränderung der Zellen, 2. einer erhöhten Teilungsfähigkeit der Zellen und 3. einer Vergrößerung des Interzellularsystems.

14. Auch durch Veränderung der Außenbedingungen in der Kultur (Salzboden, Licht, Feuchtigkeit der Luft), lassen sich die normalen Blätter in ihrem Zellenaufbau beeinflussen. Gerade für Euphorbia Cyparissias gehen diese Umbildungen nicht parallel mit denen, die vom Pilz hervorgerufen werden. Dagegen scheinen — nach Literaturangaben zu urteilen — Blätter anderer Pflanzen durch Pilzinfektion in der nämlichen Richtung wie im Experiment beeinflußt zu werden.

15. Das Zusammenleben von Wirtszellplasma und Haustorium innerhalb einer Zelle geht lange Zeit friedlich vor sich. Ersteres bleibt dauernd durch ein Plasmoderma von diesem geschieden. Es ist möglich, die beiden Symbionten auch räumlich zu trennen, wenn man die Zellen plasmolysiert.

16. Erst in den allerletzten Stadien vor dem Absterben der Blattzellen beginnen charakteristische Vergiftungserscheinungen aufzutreten ähnlich denen, die schon von anderen Autoren für pilzbefallene Zellen beschrieben wurden.

17. Der Pilz wird von einem Jahre zum nächsten im Rhizom überwintert. Die in den Parenchymzellen hier aufgefundenen Haustorien erreichen in den älteren Teilen eine außerordentliche Länge und Verknäuelung, so daß sich selbst „pseudoparenchymatische Hyphengewebe“ innerhalb der Wirtszelle bilden. — Für die Neuinfektion im Folgejahr können sie aber doch nicht verantwortlich gemacht werden.

Botan. Institut d. Univers. Heidelberg, d. 20. Juli 1911.

Zitierte Literatur.

1) Appel O., Über Zoo- und Phytomorphosen. Schriften der physikal.-ökonom. Gesellschaft Königsberg 1898, Bd. XXXIX, pag. 82—139, 10 Fig.

2) de Bary, A., Recherches sur le développement de quelques champignons parasites. Annales d. scienc. natur., 4. sér., Bot. 1863, Tome XX, pag. 5—148, pl. I—XIII.

3) Baur, E., Pfropfbastarde. Biolog. Centralbl. 1910, Bd. XXX, pag. 497—514.

4) Ders., Einführung in die experimentelle Vererbungslehre. 293 pag., 9 Taf., 80 Fig. Berlin 1911.

5) Bruchmann, H., Die Keimung der Sporen und die Entwicklung der Prothallien von Lycopodium clavatum L., L. annotinum L. und L. Selago L. Flora 1910, Bd. CI, pag. 220—267, 35 Fig.

6) Czapek, F., Biochemie der Pflanzen. 584 u. 1026 pag. Jena 1905.

7) Eriksson, J., Studien über den Hexenbesenrost der Berberitze. (Puccinia Arrhenateri Kleb.). Cohn's Beitr. z. Biol. d. Pflanzen 1897, Bd. VIII, pag 1—16, Taf. I—III.

8) Ders., Über die Mykoplasmatheorie, ihre Geschichte und ihren Tagesstand. Biol. Centralbl. 1910, Bd. XXX, pag. 618—623.

9) Fentzling, K., Morphologische und anatomische Untersuchungen der Veränderungen, welche bei einigen Pflanzen durch Rostpilze hervorgerufen werden. Diss. Freiburg i. Br. 1892. 32 pag.

10) Fischer, E., Über die durch parasitische Pilze (besonders Uredineen) hervorgerufenen Mißbildungen. Verhandl. d. schweiz. naturforsch. Gesellsch., 89. Jahresversamml., St. Gallen 1907, pag. 170—177.

11) Ders., Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Uredineen. Centralbl. f. Bakt., 2. Abt., 1910, Bd. XXVIII, pag. 139—152.

12) Fitting, H., Die Wasserversorgung und die osmotischen Druckverhältnisse der Wüstenpflanzen. Ein Beitrag zur ökologischen Pflanzengeographie. Zeitschr. f. Bot. 1911, Bd. III, pag. 209—275.

13) Frank, A. B., Die Krankheiten der Pflanzen. 1896, Bd. II, 2. Aufl., 574 pag., 96 Fig.

14) Freeman, E. M., The seed-fungus of Lolium temulentum L., the Darnel. Phil. Transact. royal Soc. London 1903, Ser. B., Vol. CXCVI, pag. 1—27, pl. I—III.

15) Géneau de Lamarlière, M. L., Sur les mycocécidies des Roestelia. Rev. génér. botanique 1898, Tome X, pag. 225—237, 276—288, Fig. 48—52.

16) Giesenhagen, K., Über Hexenbesen an tropischen Farnen. Flora 1892, Bd. LXXVI, pag. 130—156, Taf. XII—XIII.

17) v. Goebel, K., Organographie der Pflanzen, insbesondere der Archegoniaten und Samenpflanzen. 838 pag., 539 Fig. Jena 1898—1901.

18) Ders., Einleitung in die experimentelle Morphologie der Pflanzen. 260 pag., 135 Fig. 1908.

19) v. Guttenberg, H., Beiträge zur physiologischen Anatomie der Pilzgallen. 4 Taf. Leipzig 1905.

20) Ders., Über den Schleudermechanismus der Früchte von Cyclanthera explodens Naud. Sitzungsber. d. Akad. d. Wissensch., mathem.-naturw. Kl., Abt. I, Wien 1910, Bd. CXIX, pag. 289—304, 1 Taf.

21) Hannig, E., Über pilzfreies Lolium temulentum. Bot. Ztg., Abt. I, 1907, Bd. LXV, pag. 25—38.

22) Hennings, P., Einige Beobachtungen über das Gesunden pilzkranker Pflanzen bei veränderten Kulturbedingungen. Zeitschr. f. Pflanzenkrankheit. 1903, Bd. XIII, pag. 41—45.

23) Holtermann, C., Der Einfluß des Klimas auf den Bau der Pflanzengewebe. Anatomisch-physiologische Untersuchungen in den Tropen. 249 pag., 6 Veg.-Bilder, 16 Taf., 1 Fig. Leipzig 1907.

24) Iltis, H., Über eine durch Maisbrand verursachte intracarpellare Prolifikation bei Zea Mays L. Sitzungsber. d. Akad. der Wissensch., mathem.-naturw. Kl., Abt. I, Wien 1910, Bd. CXIX, pag. 331—345, 2 Taf.

25) Jordi, E., Beiträge zur Kenntnis der Papilionaceen bewohnenden Uromyces-Arten. Centralbl. f. Bakt., 2. Abt., 1904, Bd. XI, pag. 763—795, 37 Fig.

26) Ders., Weitere Untersuchungen über Uromyces Pisi. Centralbl. f. Bakt., 2. Abt., 1904, Bd. XIII, pag. 64—72.

27) Iwanoff, B., Untersuchungen über den Einfluß des Standortes auf den Entwicklungsgang und den Peridienbau der Uredineen. Centralbl. f. Bakt., 2. Abt., 1907, Bd. XVIII, pag. 265—288, 470—480, 655—672, 44 Fig.

28) Klebahn, H., Die wirtswechselnden Rostpilze. Versuch einer Gesamtdarstellung ihrer biologischen Verhältnisse. 447 pag. Berlin 1904.

29) Klebs, G., Zur Physiologie der Fortpflanzung einiger Pilze. III. Allgemeine Betrachtungen. Pringsh. Jahrb. f. wissenschaftl. Bot. 1900, Bd. XXXV, pag. 80—203.

30) Ders., Über künstliche Metamorphosen. Abh. d. naturf. Gesellsch. Halle 1906, Bd. XXV, pag. 133—294, 12 Taf., 21 Fig.

31) Küster, E., Pathologische Pflanzenanatomie. 312 pag., 121 Fig. Jena 1903.

32) Ders., Aufgaben und Ergebnisse der entwicklungsmechanischen Pflanzenanatomie. Progr. rei bot. 1908, Bd. II, pag. 455—558, 24 Fig.

33) Lang, W., Die Blüteninfektion beim Weizenflugbrand. Centralbl. f. Bakt., 2. Abt., 1909, Bd. XXV, pag. 86—101, 1 Taf.

34) van Leeuwen, J. u. van Leeuwen-Reijnvaan, W., Kleinere cecidologische Mitteilungen. III. Über die unter Einfluß eines Cocciden entstandene Umbildung der oberirdischen Triebe von Psilotum triquetrum Sw. in dem Rhizom ähnlich gebauten Wucherungen. Ber. d. deutsch. bot. Ges. 1911, Bd. XXIX, pag. 166—175, Taf. IX, 1 Fig.

35) Lepeschkin, W. W., Zur Kenntnis des Mechanismus der Variationsbewegungen. Ber. d. deutsch. bot. Ges. 1908, Bd. XXVIa, pag. 724—735.

36) Lesage, P., Recherches expérimentales sur les modifications des feuilles chez les plantes maritimes. Rev. génér. de Botan. 1890, Tome II, pag. 55—65, 106—121, 163—175, pl. VII—IX, 1 Fig.

37) Lindau, G., Die pflanzlichen Parasiten: in P. Sorauer, Handbuch der Pflanzenkrankheiten, Bd. II, 549 pag., 62 Fig. Berlin 1908.

38) Magnin, A., Sur la castration parasitaire de l'Anemone ranunculoides par l'Aecidium leucospermum. Compt. rend. Ac. Sc. 1890, Tome CX, pag. 913—915.

39) Magnus, P., Über das Mycelium des Aecidium magellanicum Berk. Ber. d. deutsch. bot. Ges. 1898, Bd. XV, pag. 148—152, Taf. IV.

40) Ders., On Aecidium graveolens (Shuttlew). Ann. of Bot. 1898, Vol. XII, pag. 155—163, pl. XIV.

41) Ders., Puccinia Rübsaameni P. Magn. n. sp.; eine einen einjährigen Hexenbesen bildende Art. Ber. d. deutsch. bot. Ges. 1904, Bd. XXII, pag. 344—347, Taf. XX.

42) Magnus, W., Studien an der endotrophen Mycorrhiza von Neottia nidus avis L. Pringsh. Jahrb. f. wissenschaftl. Bot. 1900, Bd. XXXV, pag. 205—272, Taf. IV—VI.

43) Marshall Ward, H., On the relations between host and parasite in the Bromes and their brown rust, Puccinia dispersa (Erikss.). Ann. of Bot. 1902, Vol. XVI, pag. 233—315.

44) Ders., On the histology of Uredo dispersa Erikss., and the „Mycoplasm“ hypothesis. Phil. Transact. Royal Soc. London 1903, Ser. B, Vol. CXCVI, pag. 29—46, pl. IV—VI.

45) Massalongo, C., Deformazioni diverse dei germogli di Euphorbia Cyparissias L., infetti dall' Aecidium Euphorbiae Auct. ex p. Bullet. Soc. bot. ital. 1905, pag. 158—161.

46) Miehe, H., Die sogenannten Eiweißdrüsen an den Blättern von Ardisia crispa A. DC., V. M. Ber. d. deutsch. bot. Ges. 1911, Bd. XXIX, pag. 156—157.

47) Miyoshi, M., Über Chemotropismus der Pilze. Bot. Ztg., Abt. I, 1894, Bd. LII, pag. 1—28, Taf. I.

48) Molliard, M., Recherches sur les Cécidies florales. Ann. d. scienc. nat., 8. sér., Botan., 1895, Tome I, pag. 67—245, pl. III—XIV.

49) Morgenthaler, O., Über die Bedingungen der Teleutosporenbildung bei den Uredineen. (Diss. Bern.) Centralbl. f. Bakt., 2. Abt., 1910, Bd. XXVII, pag. 73—92, 18 Fig.

50) Müller, W., Versuche mit Uredineen auf Euphorbien und Hypericum. V. M. Centralbl. f. Bakt., 2. Abt., 1907, Bd. XVII, pag. 210—211.

51) Ders., Der Entwicklungsgang des Endophyllum Euphorbiae silvaticae (DC.) Winter und der Einfluß dieses Pilzes auf die Anatomie seiner Nährpflanze Euph. Amygdaloides. Centralbl. f. Bakt., 2. Abt., 1908, Bd. XX, pag. 333 bis 341.

52) Noll, F., Beobachtungen und Betrachtungen über embryonale Substanz. Biol. Centralbl. 1903, Bd. XXIII, pag. 281—297, 321—337, 401—427.

53) Nordhausen, M., Über Sonnen- und Schattenblätter. Ber. d. deutsch. bot. Ges. 1903, Bd. XXI, pag. 30—45, Taf. IV.

54) Peglion, V., Über die Biologie der Sclerospora, eines Parasiten der Gramineen. Centralbl. f. Bakt., 2. Abt., 1910, Bd. XXVIII, pag. 580—589, 6. Fig.

55) Pfeffer, W., Pflanzenphysiologie, 2. Aufl., Bd. II, 986 pag., 91 Fig. Leipzig 1904.

56) Ritter, G., Über Traumatotaxis und Chemotaxis des Zellkerns. Zeitschr. f. Bot. 1911, Bd. III, pag. 1—42.

57) Salmon, E. S., On raising strains of plants resistant to fungus disease. Rep. 3. intern. Conf. on Genetics, pag. 378—382. London 1906.

58) Schimper, A. F. W., Über Bildung und Wanderung der Kohlehydrate in den Laubblättern. Bot. Ztg. 1885, Bd. XLIII, Spalte 737—743, 753—763, 769—787.

59) Ders., Die indomalayische Strandflora. Bot. Mitteil. aus den Tropen, Heft 3, 204 pag., 7 Taf., 7 Fig. Jena 1891.

60) Sorauer, P., Handbuch der Pflanzenkrankheiten, Bd. I. 891 pag., 208 Fig. Berlin 1909.

61) Stämpfli, Frl. R., Untersuchungen über die Deformationen, welche bei einigen Pflanzen durch Uredineen hervorgerufen werden. Hedwigia 1910, pag. 230 bis 267, 27 Fig.

62) Stahl, E., Der Sinn der Mycorrhizenbildung. Eine vergleichend-biologische Studie. Pringsh. Jahrb. f. wissenschaftl. Bot. 1900, Bd. XXXIV, pag. 539—668, 2 Fig.

63) Stromeyer, O., Anatomische Untersuchung der durch Ustilagineen hervorgerufenen Mißbildungen. Diss. Erlangen 1896. 82 pag., 3 Taf.

64) Tischler, G., Kurzer Bericht über die von Eriksson und mir ausgeführten Untersuchungen über das vegetative Leben des Gelbrostes: Puccinia glumarum Erikss. et Henn. Biol. Centralbl. 1904, Bd. XXIV, pag. 417—423.

65) Ders., Zellstudien an sterilen Bastardpflanzen. Arch. f. Zellforsch. 1908, Bd. I, pag. 33—151, 120 Fig.

66) Tröndle, A., Der Einfluß des Lichtes auf die Permeabilität der Plasmahaut. Pringsh. Jahrb. f. wissenschaftl. Bot. 1910, Bd. XLVIII, pag. 171—282, 4 Fig.

67) v. Tubeuf, C., Aufklärung der Erscheinung der Fichtenhexenbesen. Naturwissenschaftl. Zeitschr. f. Land- und Forstwirtsch. 1910. Ref. Centralbl. f. Bakt., 2. Abt., 1910, Bd. XXIX, pag. 91.

68) Ders., Knospen-Hexenbesen und Zweig-Tuberkulose der Zirbelkiefer. Naturwissenschaftl. Zeitschr. f. Land- und Forstwirtsch. 1910. Ref. Centralbl. f. Bakt., 2. Abt., 1910, Bd. XXIX, pag. 244—246.

69) Wakker, J. H., Untersuchungen über den Einfluß parasitischer Pilze auf ihre Nährpflanzen. Pringsh. Jahrb. f. wissenschaftl. Bot. 1892, Bd. XXIV, pag. 499—548, Taf. XIX—XXIII.

70) Winkler, A., Bemerkungen über die Keimpflanze und die Keimfähigkeit des Samens von Tithymalus Cyparissias Scop. Ber. d. deutsch. bot. Ges. 1883, Bd. I, pag. 452—455.

71) Zach, F., Studie über Phagocytose in den Wurzelknöllchen der Cycadeen. Österr. bot. Zeitschr. 1910, Bd. LX, pag. 49—55, Taf. II.

72) Ders., Cytologische Untersuchungen an den Rostflecken des Getreides und die Mykoplasmatheorie J. Erikssons. Sitzungsber. d. Akad. d. Wissensch., mathem.-naturw. Kl., Abt. I, Wien 1910, Bd. CXIX, pag. 307—330, 2 Taf.

73) Zeiljstra, H. H. Fzn., Oenothera nanella de Vries, eine krankhafte Pflanzenart. Biol. Centralbl. 1911, Bd. XXXI, pag. 129—138, 5 Fig.

Die beiden zusammenfassenden Arbeiten von

Küster, E., Die Gallen der Pflanzen. Leipzig 1911. 437 pag., 158 Fig. und

Maire, R., La Biologie des Urédinales. Étut actuel de la question. Progr. rei bot. 1911, Bd. IV, pag. 109—162

erschienen während des Druckes meiner Abhandlung. Ich konnte sie daher leider nicht mehr berücksichtigen.

Über Befruchtung, Reifung und Keimung bei Zygnema.

Von **L. Kurssanow.**

(Hierzu Tafel I—IV.)

(Aus dem botanischen Institut der Universität Moskau.)

Im Jahre 1909 wurde in dieser Zeitschrift eine Abhandlung von G. Karsten über die Entwicklung der Zygoten von Spirogyra publiziert. Ihr Hauptergebnis war die Bestätigung der früheren Angaben Chmielewski's über zwei nacheinanderfolgende Teilungen des Konjugationskerns in der reifenden Zygote. Außerdem konnte der Verfasser konstatieren, daß die erste dieser Teilungen eine Reduktionsteilung ist. Diese Tatsache war für Chmielewski, der seine Arbeit im Jahre 1890 veröffentlicht hat, freilich noch unzugänglich. Die Beobachtungen Karsten's sind dadurch interessant, daß die Angaben Chmielewski's früher überhaupt einigen Zweifeln begegneten und nach dem Erscheinen im Jahre 1907 einer ausführlichen Abhandlung von A. Tröndle, der, ungeachtet der Anwendung der modernen Mikrotomtechnik, keine Spuren einer Neugruppierung der Kerne entdecken konnte, diese Angaben für bedeutend erschüttert gelten konnten.

Als ich die vorliegende Untersuchung der Zygnema unternahm, welch letztere in dieser Hinsicht überhaupt fast gänzlich unerforscht ist, war mein hauptsächliches Ziel, das Schicksal der Zygoten vom Anfang bis zum Ende zu erforschen, um so mehr, als die Abhandlung G. Karsten's in dieser Hinsicht nicht ganz abgeschlossen ist: und zwar ist das weitere Schicksal der vier sekundären Kerne in der Zygote gar nicht erforscht, und so behält ihre Gültigkeit die frühere Angabe Chmielewski's bezüglich der zweiten Verschmelzung zweier von ihnen; ein Umstand, der vom jetzigen Standpunkte schon a priori ziemlich schwer zulässig ist, und jedenfalls eine Neuuntersuchung erfordert [1]).

Befruchtung.

Von beiden bezüglich der Befruchtung untersuchten Arten: Zygnema cruciatum Ag. und Zygnema stellinum Kirchn. wurde ausführlicher erforscht die erstere, mit der wir also unsere Darlegung beginnen.

---

1) Das Manuskript meiner Arbeit lag schon druckfertig in der Redaktion der „Flora“, als in der Zeitschrift für Botanik eine Abhandlung von Tröndle erschien, der von neuem Spirogyra untersuchte und, von einigen zytologischen Details abgesehen, zu denselben Hauptresultaten jetzt kam wie ich hier in bezug auf Zygnema. Also erhalten die beschriebenen Prozesse in den reifenden Zygoten eine allgemeine Gültigkeit für die Familie der Zygnemaceen.

Bekanntlich kann bei den verschiedenen Arten der Spirogyra die Gametenvereinigung zu verschiedenen Tageszeiten stattfinden: bei Sp. communis, nach Overton, hauptsächlich nachts, bei Sp. negiecta, nach Tröndle, auch bei Tage. Zygnema scheint in dieser Hinsicht sich der Sp. communis zu nähern. Wenigstens, bei meinem, gegen 12 Uhr mittags fixierten Materiale erschien der Prozeß in überwältigender Mehrzahl der Fälle entweder schon beendet oder noch nicht begonnen, und erst nach einigem Suchen im ganzen sehr reichen Materiale konnte man alle notwendigen Stadien der Vereinigung finden.

Im Anfange des Prozesses, wie schon Dangeard bei Zygnema stellinum bemerkt hat, dreht sich der männliche Protoplast mit seiner Achse um 90°, so daß bei dem gleich darauf folgenden Durchschwärmen durch den Kopulationskanal zuerst ein Chromatophor, dann der Kern und endlich ein zweiter Chromatophor durchgeht (Fig. 1, 2, 3). Der weibliche Protoplast zieht sich während dieses Vorgangs nur etwas zusammen, erleidet aber keine weiteren Ortsveränderungen. Sobald der vordere männliche Chromatophor durch den Kopulationskanal durchgegangen ist, oder etwas später, verläßt der männliche Kern seinen gewöhnlichen Platz zwischen den Chromatophoren und bewegt sich nach dem weiblichen Kern hin, der im ganzen seine ursprüngliche Lage beibehält (Fig. 2 u. 4). Wie aus den Figuren ersichtlich, biegen sich bei dem Durchgange der Chromatophoren durch den verhältnismäßig engen Kopulationskanal ihre Strahlen, jedoch nach dem Übergange in die weibliche Zelle richten sie sich wieder auf, so daß die junge Zygote vier völlig gleichartige Chromatophoren besitzt, welche entweder in den Ecken des Tetraeders oder in einer Ebene liegen (Fig. 5—8). In der Mitte zwischen ihnen, in einer kleinen Anhäufung von Protoplasma, die gewöhnlich zwischen den inneren Seiten der Chromatophoren sich hinzieht, befinden sich die beiden Geschlechtskerne (Fig. 9). Ihre Verschmelzung erfolgt bei Zygnema, zum Unterschiede von Spirogyra, wie schon von früheren Forschern (Chmielewski und Klebahn) bemerkt wurde, bald nach der Konjugation. Dieser Prozeß wurde an dem sehr reichen mir zu Gebote stehenden Materiale mit aller Genauigkeit verfolgt, von welcher Fig. 10 einige Vorstellung gibt. Zuerst nähern sich die Kerne stark bis zur Plattdrückung der sich berührenden Oberflächen (Fig. 10 *b*), darauf lösen sich die trennenden Wände, bei der Mitte der Oberfläche beginnend, auf, und zwei Kerne, gleich zwei Tropfen zäher Flüssigkeit, verschmelzen zu einem (Fig. 10 *c*, *d*). Bald darauf nähern sich und verschmelzen die Nukleoli, deren je einer in jedem Geschlechtskerne war (Fig. 10 *e*, *b*, *g*). Wie aus den Figuren ersichtlich, wurde im Momente der Verschmelzung keine Neugruppierung

der Strukturelemente der Kerne entdeckt. Das Kerngerüst bleibt die ganze Zeit hindurch dasselbe, als feinkörnige Masse (bei der Fixation mit Flemming'scher Lösung). Nach der Reichhaltigkeit der Verschmelzungsstadien der Kerne bei meinem, wie gesagt, am Tage (bei Sonnenschein) fixierten Materiale zu schließen, scheint dieser Prozeß an keine Nachtstunden gebunden zu sein.

Bei Zygnema stellinum, das diesbezüglich weniger ausführlich erforscht wurde, geht der Konjukationsprozeß im ganzen in derselben Weise vor sich. Man sieht dieselbe Achsendrehung des männlichen Protoplastes und dieselbe Reihenfolge des Durchganges der Chromatophoren und des Kernes durch den Kopulationskanal (Fig. 11). Der einzige mehr oder weniger wesentliche Unterschied besteht in dem Momente der Verschmelzung der Geschlechtskerne, welche bei Zygnema stellinum im ganzen bedeutend später eintritt und nicht selten erst in der Zeit der Mesosporiumbildung endet, während bei Zygnema cruciatum dies viel früher vor sich geht, wenn die Zygoten noch eine dünne Haut haben (vgl. Fig. 8 u. 13). Mir stehen keine Beobachtungen an genügender Menge verschiedenen Materiales zur Verfügung, um zu entscheiden, ob dieser Unterschied zufällig oder mehr beständig ist. Dabei ist hinzuzufügen, daß auch Chmielewski, bei der Beschreibung der jungen Zygoten des Zygnema stellinum bemerkt, daß sie oft zwei Nukleoli im Kerne besitzen. Also kann man annehmen, daß die spätere Verschmelzung der Kerne für diese Art vielleicht ziemlich typisch ist.

Um mit der Konjugation der Zygnema zu endigen, muß noch bemerkt werden, daß bisweilen eine Verschmelzung von drei Zellen beobachtet wurde. Ein solcher Fall ist auf Fig. 15 abgebildet. Hier sieht man, daß zwei zwischen den Chromatophoren liegende Kerne genähert sind und verschmelzen zu wollen scheinen, während der dritte Kern mit zwei Chromatophoren abseits liegt. Das weitere Schicksal solcher Bildungen ist unbekannt.

Reifung.

Die Untersuchung des weiteren Schicksals der Zygoten wurde nur bei einer Art, Zygnema stellinum, angestellt. Dabei dienten mir zur Beobachtung der Reifungserscheinungen drei Portionen Materials verschiedener Herkunft. Nur bei einer dieser Portionen begann die Konjugation in der Kultur und konnte daher ihr Beginn genau registriert werden; die beiden anderen Portionen kamen von außen schon mit jungen Zygoten und der Beginn der Konjugation konnte daher nur annähernd bestimmt werden. Da jedoch ein Irrtum von einigen Tagen hier keine große Rolle spielt, so ist es möglich, einige Fristen der Hauptmomente der Reifung

festzustellen; selbstverständlich nur für gegebene Bedingungen der Kultur, und nicht für alle, sondern nur für die Mehrzahl der Zygoten, da einzelne von ihnen in dieser Hinsicht gegenüber der Masse der anderen entweder bedeutend voraus waren, oder umgekehrt sich stark verspäteten.

Die Algen standen in breiten flachen Gefäßen auf einem nach Norden gehenden Fenster bei t⁰ des Wassers 10—15⁰. Die Konjugation begann bei der ersten Portion um den 20. August; bei der zweiten um den 5. September, und bei der dritten am 20. September. Die Reifung bei der letzten Portion ging etwas langsamer vor sich, wahrscheinlich deswegen, weil die Temperatur des Wassers in dieser Zeit bedeutend niedriger wurde (5—10⁰).

In etwa 2 Wochen nach der Konjugation fängt das Mesosporium bei vielen Zygoten an braun zu werden; nach 3 Wochen ist mehr als die Hälfte und nach 4 Wochen drei Viertel und mehr der Zygoten braun.

Beiläufig in derselben Zeit wie das Braunwerden der Zygote oder öfters etwas später, d. h. 20—30 Tage nach der Konjugation, beginnt darin der Zerfall zweier Chromatophoren. Auch Chmielewski fand bei der Untersuchung der braunen Zygote von Zygnema stellinum bei einigen von ihnen zwei, bei einigen vier Chromatophoren. Dieser Zeitpunkt des Zerfalls, kurze Zeit nach dem Braunwerden des Mesosporiums, muß daher für die untersuchte Art als ziemlich typisch betrachtet werden.

Der Prozeß des Zerfalls geht folgenderweise vor sich: Das Chromatophor verliert seine scharfen Umrisse und die Stärkezone, die die Hauptmasse desselben gebildet hat, beginnt sich aufzulösen. Endlich bleibt an der Stelle des Chromatophors ein kleiner stark färbbarer Körper — der Zentralkörper des Pyrenoids, der in der Mitte der farblosen strukturlosen Zone liegt, d. h. der Vakuole, die sich an der Stelle der aufgelösten Stärke gebildet hat. Die Strahlen des Chromatophors verschwinden zu diesem Zeitpunkte vollständig (Fig. 17). Gleichzeitig beginnt der Zentralkörper des Pyrenoids selbst sich zu fragmentisieren, und in weiterem Verlauf beobachtet man in der reifenden Zygote noch lange, manchmal bis zur Keimung, Gruppen von durch Gentianviolett sich stark färbenden Körnchen, die oft in Vakuolen liegen (Fig. 18, 19). Die Zahl solcher Gruppen braucht nicht gerade zwei zu sein, öfters ist sie sogar größer, wobei ein Teil dieser Körper vielleicht ein Reserveprodukt ist, aber kein Rest des Pyrenoids (Fig. 20).

In der Anordnung der zerfallenden und übrigbleibenden Chromatophoren wird eine interessante Gesetzmäßigkeit beobachtet. Ist die Zygote elliptisch, so liegt sie stets mit ihrer langen Achse längs der Mutterzelle und bleiben gewöhnlich die zwei an ihren Enden liegenden Chromatophoren

übrig, während die zwei an den Längsseiten der Ellipse liegenden zerfallen (Fig. 17 u. 18), wobei selbstverständlich, je nach der Drehung der Zygote selbst, sie entweder zu beiden Seiten ihrer Achse oder nur an einer Seite liegen können. Ist die Zygote kugelförmig, so sieht man auch in diesem Falle die übrigbleibenden Chromatophoren längs der Mutterzelle liegen (wenn die letztere sich überhaupt am Präparate erhalten hat).

Da, wie oben bemerkt worden ist, der weibliche Protoplast bei der Konjugation im allgemeinen seine Lage längs der Zelle nicht ändert, und der männliche sich quer dreht, so muß man annehmen, daß die zerfallenden Chromatophoren, die gerade eine solche Anordnung zeigen, eben männliche Chromatophoren sind.

Solcherweise nimmt nach dem Zerfalle zweier Chromatophoren der Inhalt der Zygote eine für das Protoplast der Zygnema überhaupt charakteristische Form an, mit zwei Chromatophoren und einem Kerne zwischen ihnen in einer Linie, die man als die Strukturachse der Zygote betrachten kann. Diese Achse fällt immer mit der Achse der Mutterzelle und des zukünftigen Keimlings zusammen. Der Kern einer solchen Zygote enthält stets ein Kernkörperchen und ein besonders an mit Chrom-Essigsäure fixierten Präparaten scharf ausgeprägtes Kerngerüst (Fig. 21, 22). Im weiteren werden wir ihn als den primären Kern der Zygote nennen.

Nach 30—40 Tagen nach der Konjugation in meinen Kulturen, jedenfalls aber nach dem Zerfalle der männlichen Chromatophoren, bereitet sich der primäre Kern der Zygote zur Teilung vor. Dabei treten die denselben gewöhnlich etwas zusammenpressenden Chromatophoren auseinander und der Kern rundet sich ab. Schon die ersten Chromatinveränderungen zeigen, daß hier gleich wie bei Spirogyra nach Karsten, eine Reduktionsteilung stattfindet. Während aber bei Spirogyra alle Prozesse im Kernkörperchen vorspielen, welches als der alleinige Träger des Chromatins erscheint, ist hier im Gegenteil das Kerngerüst einer Kinese unterworfen. Anfangs seigt es eine gewisse einseitige Zusammenziehung (Fig. 23, 24); dann bildet sich daraus ein dünner, einigermaßen rosenkranzförmiger Chromatinfaden, welcher, indem er an irgend einer Seite eine dichte Verflechtung bildet, den übrigen Raum des Kernes mit einigen unregelmäßigen Schlingen durchdringt (Fig. 25, 26). Die genaueste Untersuchung konnte keine Spur von deren Längsspaltung entdecken, so daß man annehmen muß, der Faden sei ein einfacher.

Was das Kernkörperchen anbelangt, so scheint dasselbe bei allen diesen Neugruppierungen eine durchaus passive Rolle zu spielen, und erscheint zuletzt irgendwo entweder gänzlich oder zur Hälfte außerhalb des zusammengezogenen Kerngerüstes (Fig. 25, 26).

Also zeigt der Beginn der Veränderungen des Kernes eine ziemlich typische Synapsis, und nach dem so häufigen Vorkommen dieses Stadiums in den Präparaten kann man annehmen, daß dasselbe auch hier, wie gewöhnlich, von ziemlich langer Dauer ist.

Die folgenden in meinen Präparaten vorkommenden Stadien sind in Fig. 28 u. 29 abgebildet. Sie ähneln sehr der Diakinese. Der Übergang von der Synapsis scheint hier sehr schnell stattzufinden, da keine Zwischenstufen beobachtet wurden. Auf Fig. 28, welche nach meiner Ansicht ein früheres Stadium darstellt, nehmen die Chromosomen, die gleichmäßig über den ganzen Raum des Kernes verteilt sind, mäßig die Farbe an und haben die Formen von Vierecken, gewöhnlich Rhomben mit etwas gezogenen Winkeln. Nach meiner Ansicht sind das alles Zeichen von noch nicht beendeter Konzentration des Stoffes bei ihrer Bildung. Zwischen den Chromosomen sieht man ein für das Stadium der Diakinese charakteristisch verbleichtes Kernkörperchen. Die Fig. 29 halte ich für ein etwas späteres Stadium. Die Chromosomen sind viel stärker färbbar und haben schärfere Umrisse, dabei sind sie oft biskuitförmig. Das Kernkörperchen ist kleiner und weniger bemerkbar. Die Anzahl der Chromosomen in diesen Stadien schwankte bei verschiedenen Zählungen zwischen 25 und 28. Nach der nicht selten beobachteten Biskuitform zu schließen, könnte man annehmen, daß wir hier eigentlich schon mit Chromosomenpaaren zu tun haben, wie dies überhaupt für die Diakinese charakteristisch ist; wie wir aber weiter sehen werden, ist das nicht der Fall; es sind einzelne Chromosomen in nicht reduzierter Anzahl. Fig. 30 u. 31 zeigen das folgende mir vorliegende Stadium der Prophase. Das Kernkörperchen ist verschwunden, die Chromosomen zeigen die Neigung sich zur Äquatorialplatte zu lagern, die Kernwand ist schon aufgelöst und man sieht die Achromatinspindel, und zwar nicht multipoläre, wie es für den Beginn der heterotypen Teilung charakteristisch ist, sondern die gewöhnliche bipoläre. Die Anzahl der Chromosomen, in diesen Stadien wiederholt gezählt, schwankte zwischen 12 und 14. Dieselbe Zahl konnte auch in der folgenden Metaphase bestimmt werden (Fig. 32, 35, 36). Dies ist die haploide Anzahl für Zygnema stellicum.

Dangeard, der bei derselben Art die Teilung der Kerne in vegetativen Zellen untersucht hat, zählte 12 Chromosomen. Bei meinen Zählungen wurden, wie gesagt, etwas abweichende Resultate erhalten, aber ich halte die Zahl 14 für wahrscheinlicher, obwohl ich nicht kategorisch an ihr festhalten kann, da wegen der Kleinheit des Objektes und der oft etwas biskuitartigen Form der Chromosomen hier Irrtümer sehr wohl möglich

sind. Unter diesem Vorbehalte werde ich im weiteren von 14 als der haploiden Zahl für Zynema stellinum sprechen[1]).

Also ist die Zahl der Chromosomen in späterer Prophase zweimal kleiner als in der Diakinese; es erscheint daher die Voraussetzung natürlich, daß dieselben sich durch paarweise Vereinigung gebildet hätten, und daß wir nur in diesem Stadium endlich Gemini hätten. Leider gelang es nicht, diese vorausgesetzte Vereinigung mit genügender Klarheit festzustellen, da dieser Übergang von der Diakinese zur Prophase sich überhaupt, wie es scheint, schnell vollzieht; aber dennoch erscheinen in sehr vielen Fällen die Chromosomen in den der Fig. 30 u. 31 entsprechenden Stadien klar eingeschnürt, wie doppelt. Übrigens, ebenso annähernd biskuitförmig sind sie manchmal auch in der Diakinese. Daher bieten diese Formen der Chromosomen in der Prophase wohl keinen überzeugenden Beweis, daß hier wirklich Gemini vorhanden sind. Das Einzige, was nach meiner Ansicht hier eine paarweise Vereinigung anzunehmen nötigt, sind die Zahlverhältnisse der Chromosomen, deren es in der Diakinese gerade doppelt so viel gibt, wie im folgenden Stadium.

Dieser Gang der früheren Stadien der Reduktionsteilung, den man hier anzunehmen genötigt ist, weicht bedeutend vom gewöhnlichen Schema ab, wo die doppelte Schnur der Synapsis sogleich in die reduzierte Anzahl der Chromosomen zerfällt (siehe z. B. Strasburger 1907). Doch wie bekannt, außer dieser Parasynapsis wird von einer ganzen Reihe vornehmlich amerikanischer Forscher noch die Telosynapsis geschildert, wo die Chromatinschnur die ganze Zeit einfach bleibt und die Chromosompaare durch Vereinigung mit den Enden (ent-to-end tusion) sich bilden. Zygnema gehört ebenfalls, wie es scheint, zu diesem zweiten Typus, wenigstens gelingt es nicht, wie oben gesagt, eine Längsspaltung der Schnur zu entdecken.

Im Falle der Telosynapsis kann speziell etwas verschiedene Art der Chromosombildung vorhanden sein. Manchmal, wie z. B. bei Fucus nach der Beschreibung Yamanouchi's bildet die Chromatinschnur eine Reihe von Schlingen, deren Anzahl gerade der reduzierten Anzahl der Chromosomen entspricht. Die Schlingen verbinden sich vor der Vereinigung mit ihren Armen, sodann isoliert sich eine jede als ein Chromosomenpaar der Reduktionsteilung. Auf diese Weise gibt es hier in keinem Stadium eine doppelte Anzahl von Chromosomen; sie sind vom ersten Anfange

1) Die abweichenden Resultate Dangeard's haben vielleicht ihren Grund darin, daß wir verschiedene Formen von Zygnema stellinum unter der Hand hatten. Meine Formen kamen am nächsten dem Zygnema stellinum f. Vaucheri Kirchn. Daß in den Grenzen sehr nahestehender systematischer Einheiten eine verschiedene Anzahl von Chromosomen möglich ist, zeigen Gates' Untersuchungen der Mutanten von Oenothera.

an schon in Paare vereinigt. Etwas anders stellt sich nach Schaffner dieser Vorgang bei Agave dar. Hier entwickelt sich ebenfalls die einfache Synapsisschnur und zerfällt dann in mehrere Stücke, deren Anzahl nach des Verfassers Angaben wegen ihrer unregelmäßigen Form schwer bestimmbar ist. Darauf werden in der früheren Prophase 12 Chromosomen ersichtlich. In Schaffner's Fig. 24 u. 25, die frühere Stadien der Diakinese darstellen, kann man 20—25 Körperchen im Kerne zählen. Dies ist beiläufig die doppelte Anzahl. Der Verfasser selbst äußert sich darüber nicht, doch ist es natürlich anzunehmen, daß die reduzierte Anzahl in der Prophase eben durch die paarweise Verschmelzung der Chromosomen früherer Stadien entsteht. Bei Oenothera rubiginervis endlich findet, nach Gates' Untersuchungen, gewöhnlich keine Bildung von Gemini statt. Der Synapsisknäuel zerfällt in die sporophyte Zahl der Chromosome, welche, ohne zu verschmelzen, sich in der Äquatorialplatte der heterotypischen Teilung lagern. Die Zahlreduktion wird hier dadurch erreicht, daß keine Spaltung der Chromosome eintritt, sondern die eine Hälfte von ihnen zu dem einen, die anderee zum anderen Pole übergeht.

Stellt man nun alle diese Angaben zusammen, so wird auch der Fall Zygnema, bei all seiner Ungewöhnlichkeit, nicht ganz vereinzelt erscheinen. Am nächsten kommt er der Agave, erinnert auch teilweise an Oenothera dadurch, daß bei unserer Form die Chromosomen längere Zeit ohne paarweise Vereinigung bleiben.

Wie oben gezeigt worden ist, treten die Chromatophoren schon während der ersten Vorbereitungsstatien der Teilung etwas auseinander, wobei zwischen ihnen die für Zygnema gewöhnliche Protoplasmabrücke hervortritt, mit einem Kerne in der Mitte. Die sich bildende Äquatorialplatte der ersten Teilung lagert sich fast längs derselben; die Achromatinspindel zieht sich gewöhnlich schräg von einem Winkel zum anderen, wobei sie sich oft selbst verzieht (Fig. 31, 32, 33). Ist die Protoplasmabrücke breit genug, so legt sich die Spindel selbst fast quer darüber (Fig. 34). Im ganzen hat man den Eindruck, daß die Achse der ersten Teilung die Neigung hat, sich senkrecht zur Achse der Zygote zu stellen und nur wegen der Raumverhältnisse auf der verhältnismäßig engen Protoplasmabrücke eine etwas schräge Lage einnimmt.

Die rundlichen oder etwas ovalen Chromosomen in der Äquatorialplatte lagern sich mit ziemlicher Regelmäßigkeit nicht selten ringförmig (Fig. 32). Ihre Zahl konnte beiläufig auf 14 geschätzt werden. Die weiteren Phasen verlaufen ganz normal und brauchen nicht besonders geschildert zu werden; es genügt auf Fig. 37 und 38 hinzuweisen.

Gleich nach der ersten Teilung tritt, scheinbar ohne irgend eine Ruheperiode, die zweite ein; dabei erscheinen beide Figuren schon außer-

halb des zwischen den Chromatophoren liegenden Raumes, und die Protoplasmabrücke, deren Hauptmasse der Kern gebildet hat, verschwindet. Die Achsen der Figuren dieser zweiten Teilung stellen sich manchmal streng senkrecht, öfters aber unter einem unbestimmten Winkel zu einander und zur Achse der Zygote (Fig. 39—41). Die Zahl der Chromosomen beträgt auch hier, wie bei der ersten Teilung, ungefähr 14 (Fig. 42, 43).

Beide geschilderten Teilungen in der Zygote finden, zum Unterschiede von vegetativen Zellen, sowohl am Tage als auch in der Nacht, statt. Dies ist ziemlich verständlich, da die Zygote, obwohl sie grüne Chromatophoren hat, mit einer dicken braunen Wand bekleidet und nicht selten in Schlamm getaucht, kaum bedeutend assimilieren wird. Das kann man auch aus dem allmählichen Verringern der Stärkemenge (und der Anhäufung von Öl) in ihr schließen. Darum hätte die Teilung der Ernährungs- und Wachstumsfunktionen nach den Tages- und Nachtzeiten, welche bei Vegetativzellen beobachtet wird, hier keinen Sinn.

Die auf die geschilderte Art entstandenen vier Kerne in der Zygote sind anfangs ganz gleich: sie sind sehr klein und ihre Chromatinmasse, wie es hier überhaupt für die soeben geteilten Kerne charakteristisch ist, wird durch einzelne, über den ganzen Raum des Kernes zerstreute Körperchen (Chromosomen) repräsentiert (Fig. 44, 46). Darauf fängt einer von ihnen an zu wachsen; in ihm erscheinen einige nukleolusähnliche Körperchen und die Chromatinkörnchen entwickeln sich zum Kerngerüst (Fig. 45). Die Einzelheiten dieses Prozesses werden deutlicher durch Fig. 46, die bei 2000 maliger Vergrößerung aufgenommen ist, dargestellt. Fig. *d* zeigt den Kern im ersten Anfang des Wachstums. Die einzelnen Chromosomen können noch unterschieden werden, doch bildeten sich an ihnen schon anastomosierende Auswüchse, auch ist ein größeres Körperchen bemerkbar, vielleicht ein Nukleolus. Fig. *a* zeigt den Kern in diesem Prozesse schon weiter fortgeschritten. Das Chromatingerüst hat schon fast seine endgültige Struktur; man sieht vier Kernkörperchen. Im weiteren Verlaufe wächst der Kern noch bedeutend an und seine Körnchen verschmelzen zu einem (Fig. 48*a*). Diesen Kern werden wir mit Klebahn Großkern nennen. Die anderen drei Kerne der Zygote (Kleinkerne Klebahn's) erleiden unterdessen Veränderungen in entgegengesetzter Richtung. Eine Vorstellung davon gibt Fig. 48 *b, c, d*, welche drei solche Kerne derjenigen Zygote zeigt, deren Großkern in Fig. 48*a* abgebildet ist. Man sieht, wie die Chromatinkörper anschwellen und verschmelzen, der Kern selbst verliert seine regelmäßigen Umrisse, und so erhält man im Resultat einfach Haufen von stark sich färbenden Körperchen. Ihr weiteres Schicksal zu verfolgen erwies sich als unmöglich, da in der Zygote überhaupt nicht

selten eine bedeutende Menge von Farbe annehmenden Körnchen beobachtet wird, z. B. Überreste männlicher Chromatophoren, von denen die degenerierenden Kerne gar nicht zu unterscheiden sind.

Zum Schlusse lagert sich der vollends entwickelte Großkern wieder zwischen den Chromatophoren; und so erhält die Zygote, nachdem sie alle geschilderten Veränderungen durchgemacht hat, wieder ihr früheres Aussehen. Nur ist der Kern jetzt sekundär und haploid; da er aber im Ruhezustande geradeso aussieht, wie der primäre Kern, so ist es bei der Untersuchung des Materials von entsprechendem Alter oft vollständig unmöglich zu entscheiden, ob die vorliegende Zygote alle gezeigten Kernteilungen durchgemacht hat oder nicht.

Die geschilderte Weise der Reifung ist die normale, doch wurden mehrmals Abweichungen davon beobachtet. Und zwar degenerieren manchmal nur zwei Kerne von vieren, die beiden andern wachsen zur Ausdehnung und Struktur von Großkernen an (Fig. 49). Der Beginn desselben Prozesses fand, wie es scheint, in der in Fig. 45 abgebildeten Zygote statt. Hier hat der Kern *d* freilich noch nicht die Größe des Großkernes *a* erreicht, nichtsdestoweniger aber sieht man, daß seine progressive Entwicklung ebenfalls begonnen hat. Deutlicher sieht man das an Fig. 46 wo dieselben Kerne bei stärkerer Vergrößerung abgebildet sind. Einmal wurde auch beobachtet, wie sogar drei Kerne auf solche Weise zu Großkernen geworden sind und nur einer degeneriert ist (Fig. 51). Doch lassen wir diesen seltenen Fall beiseite und beschäftigen wir uns mit dem für uns interessanteren ersten. Wie ist das weitere Schicksal dieser zwei Großkerne? Fig. 50 zeigt einen der mehrmals beobachteten Fälle, wie eine dem Aussehen nach ganz reife Zygote zwei Kerne hat, die den gewöhnlichen Platz zwischen den Chromatophoren einnehmen. Eine besonders große Menge solcher zweikerniger Zygoten (bis 0,3 % von beiläufig 7000 gezählten) fand sich gerade in dem Teile des Materials, wo die Keimung schon begonnen hat und wo also die geschilderte Teilung der Kerne schon stattfindet. Daher halte ich es für wahrscheinlicher, daß wir hier zwei sekundäre Kerne vor uns haben und nicht verspätete unverschmolzene Geschlechtskerne . In demselben Teile des Materials wurde einigemale auch die Keimung solcher zweikernigen Zykoten beobachtet (Fig. 53, 54). Dies alles zusammengenommen nötigt zu der Annahme, daß im Falle der geschilderten zweikernigkeit der Zygote ihre beiden Kerne bis zuletzt getrennt bleiben.

Man muß übrigens anführen, daß einigemale Bilder bemerkt wurden, wie das in Fig. 52, die an eine Verschmelzung der Kerne hinzuweisen scheinen. Öfters kamen solche dem Aussehen nach reife Zygoten vor, deren Kern rund war, jedoch zwei Kernkörperchen besaß. Doch der Umstand, daß

solche Erscheinungen unvergleichlich öfters in jüngeren Portionen vorkommen, in denen, wie man annehmen kann, die Neugruppierung der Kerne sich noch nicht vollzogen hat — dieser Umstand führt zu der Annahme, daß wir es hier, wenigstens in der Hauptmasse, mit einer verspäteten Verschmelzung der Geschlechtskerne zu tun haben. Nicht ganz ausgeschlossen freilich ist die Möglichkeit, daß vielleicht in manchen Fällen die angeführten Verschmelzungsbilder sekundäre Kerne betreffen; doch dies wäre eine äußerst seltene Monstrosität, deren weiteres Schicksal ganz unbegreiflich ist. Als normal muß, wie gesagt, die Bildung nur eines Großkernes betrachtet werden; wenn ihrer, was manchmal vorkommt, zwei gebildet werden, so bleiben sie bis ans Ende getrennt, und entwickelt eine solche Zygote einen doppeltkernigen Keimling (Fig. 54).

Die geschilderten Abweichungen vom normalen Reifungsprozeß sind besonders dadurch interessant, daß sie sehr an das von Chmielewski im Jahre 1890 über Spirogyra Gesagte erinnern. In der Tat hat der erwähnte Autor eigentlich folgendes beobachtet: 1. zwei wiederholte Teilungen des Kopulationskernes; 2. vier Kerne in der Zygote; 3. zwei (sekundäre) nebeneinander liegende Kerne; 4. einen Kern in der Zygote. Vergleicht man dies mit dem als nicht seltene Ausnahme bei Zygnema Beobachteten, so können vielleicht auch Chmielewski's Figuren auf dieselbe Weise erklärt werden, d. h. dadurch, daß manchmal zwei von den vier Kernen zu Großkernen werden, ihre Verschmelzung aber nur ein Schluß Chmielewski's und keine beobachtete Tatsache ist. Im Jahre 1890, wo seine Arbeiten publiziert wurden, existierte die Lehre von der periodischen Reduktion der Chromosomen noch nicht. Vom jetzigen Standpunkte aber sind solche zwei nacheinander folgende, nur durch allotypische Teilung getrennte Verschmelzungen der Kerne schon a priori wenig wahrscheinlich.

Die Bedeutung der geschilderten Reifungserscheinungen ist wohl begreiflich. Der morphologische Sinn der Teilungen des primären Kernes ist ganz derselbe, wie in den Oogonien der Fucaceen, wo, wie aus Oltmann's Untersuchungen bekannt ist, bei allen Repräsentanten je acht Kerne sich entwickeln, die sich aber nur bei der Gattung Fucus unter acht sich entwickelnde Eier verteilen; bei den übrigen Repräsentanten entwickeln sich vier, zwei und bei der Mehrzahl nur ein Ei in dem Oogonium; dementsprechend wird die nötige Anzahl der Kerne verbraucht und die übrigen degenerieren.

Bei den Konjugaten zeigen sich ganz dieselben Verhältnisse. In der primitiven Familie der Mesotaeniaceen bilden sich vier Keimlinge in der Zygote. Obwohl diese Familie zytologisch gänzlich unerforscht ist, ist es doch sehr wahrscheinlich, daß auch hier dem Keimungsprozeß die

Teilung des ursprünglichen Konjugationskernes in vier vorausgeht, die darauf alle zu Großkernen werden. Bei den Desmidiaceen teilt sich der Kern der Zygote ebenfalls in vier, da jedoch nur zwei Keimlinge sich entwickeln, degenerieren die zwei überflüssigen Kerne[1]).

Schließlich wird bei den Zygnemaceen nur ein Keimling entwickelt, aber die Kerne fahren fort sich in vier zu teilen, von denen jedoch schon drei degenerieren. Sogar der Umstand, daß bei Zygnema verhältnismäßig so oft zwei sekundäre Kerne zu Großkernen werden, scheint eine gewisse morphologische Bedeutung zu haben, indem er an die Verwandtschaft mit Desmidiaceen hinweist, wo diese Erscheinung normal ist.

Schließlich ist auch die auf den ersten Blick sonderbare Stellung der Achse der ersten Kernteilung in der Zygote nach meiner Ansicht nicht ohne eine gewisse morphologische Bedeutung. Wie oben bemerkt, zeigt die erste Kernspindel, ungeachtet der Raumverhältnisse auf der Plasmabrücke und überhaupt ungeachtet dessen, was wir bei der Zelle der Zygnema zu sehen gewohnt sind, die Neigung, sich quer zur Achse der Zygote, also quer zur Achse der Mutterzelle und des künftigen Keimlings zu legen. Eine eben solche Querlage hat nach Karsten die erste Teilung auch in der Zygote der Spirogyra.

Bei den Desmidiaceen, z. B. bei Closterium, scheint auf den ersten Blick das Verhalten ein anderes zu sein. Nämlich die Achse der ersten Teilung liegt hier in der Vereinigungslinie zwei Chromatophoren der Zygote, d. h. scheinbar in ihrer Achse. Hier kann man gar nicht sagen, in welchem Verhältnisse diese Linie zu den Achsen der Konjugationszellen steht, da ihre leeren Häute abfallen, doch zu den Achsen der zwei zukünftigen Keimlinge ist sie ebenfalls senkrecht, und gerade in der Ebene der ersten Äquatorialplatte geht die Teilung des Zygoteninhalts vor sich.

Wie der Vorgang bei den Mesotaeniaceen ist, kann man wegen völligen Mangels an Untersuchungen natürlich nicht mit Sicherheit sagen, aber nach Fig. 20 u. 21 von de Bary (1858) zu schließen, liegen vier zylindrische Keimlinge bei Zylindrozystis in der Zygote parallel zu einander, und man muß deshalb annehmen, daß die Teilung der Zygote in Ebenen, die den Achsen der Keimlinge parallel sind, vor sich geht, und daher die erste Kernspindel senkrecht zu ihnen orientiert sein muß.

Von diesem Standpunkte aus erhält also die Querlage der Achse der ersten Kernteilung bei Zygnema und Spirogyra einen gewissen Sinn,

---

1) Klebahn, dem wir die Kenntnis der Reifung und Keimung bei den Desmidiaceen verdanken, äußert die Ansicht, daß vielleicht der Kleinkern mit dem Großkern verschmilzt; dies wurde jedoch als bloße Voraussetzung geäußert, die vom modernen Standpunkte kaum aufrecht erhalten werden kann.

indem sie die Richtung angibt, in welcher die Teilung der Zygote bei den Vorfahren der jetzigen Zygnemaceen vor sich gegangen ist.

Keimung.

Zur Erforschung dieser Erscheinung hatte ich zur Hand zwei Portionen der keimungsfähigen Zygoten von Zygnema stellinum. Von dem Materiale, in dem die Konjugation Ende August begonnen hatte und sich in meiner Kultur fortsetzte, war die eine Hälfte in einem großen flachen Gefäße untergebracht, mit Torfwasser, welches allmählich gewechselt wurde, die andere Hälfte war in kleinere Gefäße verteilt, aus denen das Wasser teils abgegossen wurde, teils zum November ganz ausgetrocknet war. Die trockenen Zygoten erhielten sich den ganzen Winter hindurch; im März und April ins Wasser gelegt, keimten sie reichlich. Die Keimung, und zwar frühzeitige im Oktober, zeigte sich auch in der ersten Hälfte, in dem großen Gefäße. Ein wesentlicher Unterschied in der Art der Keimung in beiden Hälften war nicht bemerkbar, nur ging in der zweiten der Prozeß unvergleichlich gleichmäßiger vor sich und die Keimlinge wuchsen und teilten sich schneller.

Die ganz reife Zygote, im Leben beobachtet, scheint beinahe ganz mit ziemlich großen Öltropfen ausgefüllt, durch welche zwei Chromatophoren wie zwei formlose grüne Flecken hindurchscheinen. Das erste Anzeichen der beginnenden Keimung besteht in dem allmählichen Verschwinden des Öles, infolge dessen die Chromatophoren sichtbarer werden, in der Form zweier Sterne. Gleichzeitig damit geht eine gewisse Veränderung der Zygotenwand vor sich, und zwar wird ihr braunes Mesosporium merklich farbloser und die ganze Wand wird bedeutend durchdringbarer, so daß man in diesem Momente leicht ein gefärbtes Präparat der ganzen (nicht zerschnittenen und nicht zerdrückten) Zygote erhalten kann (Fig. 55).

Darauf zerreißen in gewisser Weise die beiden äußeren Häute der Zygote, und der Inhalt, der die gewöhnliche Struktur der Zelle von Zygnema hat, beginnt herauszutreten (Fig. 56). Es muß bemerkt werden, daß die Stärkezone der Pyrenoide in diesem Momente stark reduziert ist, oft beinahe bis zum vollständigen Verschwinden, und werden überhaupt beinahe keine geformten Reservestoffe im jungen Keimling bemerkt, da das Öl der Zygote zu dieser Zeit schon vollständig aufgelöst ist. Es war natürlich anzunehmen, daß anstatt dessen irgend ein lösbares Kohlenhydrat sich ansammelt, doch wurde die Fehling'sche Lösung weder in den keimfertigen Zygoten, noch in den Keimlingen reduziert. Nichtsdestoweniger muß hier irgend ein lösbares Produkt in bedeutender Menge vorhanden sein,

besonders in den keimfertigen Zygoten, wie aus dem großen osmotischen Drucke hervorgeht, den sie zeigen. Während die vegetativen Zellen und Keimlinge alle in 3 % KNO^3 plasmolysiert werden (nach vierstündiger Wirkung), werden nur einzelne Zygoten in 7 % KNO_3 plasmolysiert, und nur in 9 % KNO_3 erscheint die Plasmolyse in fast allen Zygoten (auch nach vierstündiger Wirkung). Dieser Unterschied kann nicht der geringen Durchdringlichkeit der Haut der Zygote allein zugeschrieben werden, da einerseits, wie gesagt, die Wand zu dieser Zeit durchdringbarer wird und andererseits auch die Wirkung der plasmolysierenden Flüssigkeit von genügender Dauer war.

In den nach dem Trocknen keimenden Zygoten ist der Keimling in 2 Tagen nach der Aussaat gewöhnlich so weit gewachsen, daß eine erste Teilung eintritt. Die leeren äußeren Häute der Zygote bleiben zu dieser Zeit entweder noch an einem Ende desselben hängen oder fallen häufiger ab. Der Keimling selbst ist zylindrisch und teilt sich in zwei völlig gleiche Zellen, welche beide ihrerseits einer weiteren Teilung fähig sind. Die entgegengesetzten Angaben de Bary's (1858), daß hier, wie bei Spirogyra, eine Schwesterzelle teilungsunfähig bleibt, sind unrichtig. Die Ursache davon liegt wahrscheinlich darin, daß die beiden Zellen sogar in diesem schnell und gleichmäßig wachsenden Materiale gewöhnlich nicht ganz gleichzeitig sich teilen. Fig 58 zeigt eigentlich ebenfalls einen solchen Fall, wo eine Schwesterzelle schon in zwei zerfallen ist und in der anderen erst noch der Kern sich teilt. Oft kommt eine noch größere Differenz zwischen beiden Zellen vor, wenn die eine sich schon geteilt hat und die andere noch vollständig im Ruhezustande sich befindet. Ein solcher Fall ist bei de Bary auf Tafel I, Fig. 14 abgebildet.

Die zweite Teilung findet gewöhnlich 3—4 Tage nach der Aussaat statt, und dann noch nach 1—2 Tagen die dritte usw.

In schnell wachsenden Keimlingen tritt die Teilung der Zalle ein, wenn sie nur zwei Chromatophoren hat, so daß jede Tochterzelle je einen bekommt, der erst später in zwei zerlegt wird. Auf ebensolche Art beschreiben die Teilung in vegetativen Fäden Chmielewski und Escoyez; dabei verweilen die genannten Autoren genügend bei dem interessanten Verhältnis des Kernes zur Teilung des Pyrenoids, welches hier beobachtet wird, so daß ich meinerseits es für unnötig halte, mich darüber zu verbreiten.

Außer der geschilderten Reihenfolge der Teilung gibt es aber noch eine andere, wobei zuerst beide Chromophoren sich teilen und dann erst die Teilung der Zelle eintritt (Fig. 59). Letzteres wurde öfters beobachtet in Keimlingen, welche sich aus Zygoten entwickeln, die im Herbst ohne

Austrocknung gekeimt haben. Eigentlich besteht hier der ganze Unterschied in dem Verhältnis des Wachstums zur Teilung. Im ersten Falle (Keimung nach Austrocknung im Frühling) war ein verstärkter Impuls zur Teilung vorhanden, so daß das Wachstum einer jeden Zelle sich nicht gänzlich offenbaren konnte; im zweiten Falle (Keimung im Herbst ohne Austrocknung) werden die Teilungen aufgehalten, so daß die Zelle anfängt, sich zu teilen, wenn sie zwei- bis dreimal länger ist als im ersten Falle. Unterdessen haben ihre Chromatophoren Zeit, sich zu teilen (vgl. Fig. 57 u. 59).

Zum Unterschiede von den Zygoten gehen alle Teilungen in den Keimlingen ausschließlich nachts vor sich, und zwar wie es für vegetative Zellen Chmielewski und Escoyez anführen, hauptsächlich in der ersten Nachthälfte (9—12 Uhr).

Der Prozeß der Zellteilung selbst wurde besonders an lebendem Material von Chmielewski genügend erforscht und braucht daher nicht ausführlich beschrieben zu werden. Fig. 60—62 illustrieren bloß einige Details davon. In der Prophase der Kernteilung beobachtet man eine Anhäufung von körnigem Protoplasma in der mittleren Querfläche der Zelle, welch letztere auf diese Art gleichsam durch ein Diaphragma in zwei Hälften geteilt wird (Fig. 60). Erst während der Metaphase, manchmal auch früher, tritt in diesem Protoplasmadiaphragma, von den Rändern ausgehend, ein glänzender Streifen hervor, der der Teilungsfläche zweier Protoplasten entspricht, aber noch nicht eine harte Querwand darstellt, wie an Fig. 61 ersichtlich ist, wo infolge der Wirkung von Reaktiven das Protoplasma von der Wand absteht.

Was die feste Querwand selbst betrifft, kommt dieselbe erst später zum Vorschein, ungefähr während der Telophase, und wächst allmählich von der Peripherie zum Zentrum (Fig. 62).

Das Erforschen der Einzelheiten der Karyokinese im Keimling gehörte nicht zu meiner unmittelbaren Aufgabe, aber nichtsdestoweniger wurde dem eine gewisse Aufmerksamkeit gewidmet, besonders der ersten Teilung, da man auf Grundlage dessen schließlich entscheiden kann, ob in der Zygote Chmielewski's zweite Verschmelzung stattfindet oder nicht. In der Tat, wenn letztere stattfände, so müßte die erste Teilung im Keimling entweder eine Reduktionsteilung sein mit allen ihren typischen Stadien, oder aber müßte sie von neuem eine diploide Anzahl von Chromosomen zeigen. Wie wir weiter sehen werden, findet weder das eine noch das andere statt.

Der Kern des Keimlings im Ruhestande unterscheidet sich in nichts von dem primären (oder sekundären) Kerne der Zygote. Es hat einen

größeren Nukleolus und bei der Fixierung mit Chromessigsäure ein klar ausgeprägtes Chromatingerüst; unter Einwirkung von Flemming'scher Lösung fixiert sich das letztere in der Form von mehr kleinkörniger, zuweilen fast homogener Masse (Fig. 63). Die erste Teilung im Keimling unterscheidet sich beträchtlich von der Teilung des primären Kernes der Zygote. Erstens ist dies eine einfache allotypische. Obwohl ich ein sehr reiches Material zur Verfügung hatte und einige hundert dieser Kernteilungen in allen möglichen Stadien beobachtet habe, bemerkte ich doch niemals die geringste Spur eines solchen charakteristischen und so lange dauernden Stadiums der Reduktionsteilung, wie Synapsis. Auch Diakinese wurde nicht beobachtet. Zweitens wird hier, wie überhaupt in vegetativen Zellen der Zygnema, nach Angaben Merriman's und Escoyez' zu schließen, ein Mangel des Spiremstadiums beobachtet, und die Chromatinmasse zieht sich einfach in einige Knoten des Gerüstes zusammen, welches sich isolieren und zu Chromosomen werden. Die Zahl der letzteren schwankte nach meinen Zählungen zwischen 12—14, welch letztere Zahl ich wieder wahrscheinlicher halte. Fig. 64—65 zeigen die Prophase der ersten Teilung; daraus kann man sich eine Vorstellung machen von der Zahl der Chromosome und ihrer runden Form, ohne eine Spur von Einschnürung, wie es nicht selten in der Reduktionsteilung beobachtet wird.

Die Chromosomen lagern sich in der Äquatorialplatte, spalten sich und verteilen sich zu den entgegengesetzten Polen der Spindel, welche selbstverständlich längs der Zelle liegt. Ich erwähne die Spaltung in Anbetracht dessen, daß Merriman dieselbe bei Zygnema negiert; in meinen Präparaten zeigte sich aber diese Erscheinung ganz deutlich (Fig. 67, 72).

Bemerkt muß werden, daß die Stadien der Chromosomenbildung, wie es scheint, sehr schnell sich abwickeln, so daß sie nicht mit genügender Genauigkeit verfolgt werden konnten, ungeachtet ich, wie gesagt, ein sehr reiches Material zur Verfügung hatte. Eigentlich wurde folgendes beobachtet: Anfangs bemerkt man in einigen Kernen ein gröberes Gerüst mit Knoten. Dann verschwindet die Wand und an der Stelle der Kernhöhle, die sich anfangs durch eine hellere Färbung unterscheidet, erscheinen 14 rundliche Körperchromosome (Fig. 64). Darauf beginnt die Achromatinspindel sich zu bilden.

Das Schicksal des Nukleolus bei diesen Prozessen wurde mir nicht ganz klar. Bei der Reduktionsteilung, wo er noch in der Diakinese sichtbar ist, ist es klar, daß es eben ein wirklicher Nukleolus ist, der an der Bildung der Chromosome nicht unmittelbar teilnimmt. Hier kann man dies nicht mit Bestimmtheit behaupten, er verschwindet gleichsam plötzlich, doch ist es nicht klar, auf welche Weise.

Die weiteren Stadien der Bildung der Kernplatte, ihre Spaltung usw. konnten mit größerer Genauigkeit verfolgt werden, aber sie stellen wenig Besonderheiten dar. In der Anaphase gehen die Chromosomen auseinander in Form zweier eng genäherten Gruppen (Fig. 68) und in den jungen entwickelten Kernen zeigen sich abermals 10—15 stark sich färbende Körperchen (Chromosomen?) (Fig. 69). Dann wächst der Kern, in ihm erscheint auf einmal ein größerer nukleolusartiger, oft eckiger Körper; die Chromatinkörperchen werden kleiner und endlich bildet sich das kleinkörnige Kerngerüst des ruhenden Kernes (Fig. 70).

Wie aus dieser tatsächlichen Darstellung ersichtlich ist, blieb hier im Prozesse der Karyokinese vieles unklar, aber zwei für mich wesentliche Momente: der Mangel der Reduktion und die haploide Anzahl der Chromosomen bei der ersten Teilung, unterliegen für mich keinem Zweifel mehr.

Die zweite Teilung in den Keimlingen unterscheidet sich in gar nichts von der ersten, so daß es genügt, auf Fig. 71, 72 hinzuweisen. Die dritte zeigt dasselbe. Weitere Teilungen wurden nicht verfolgt, da es klar ist, daß im Keimling ein rein vegetatives Leben beginnt.

Schluß.

Resümierend können wir die Resultate vorliegender Arbeit in folgenden Sätzen darstellen:

1. Bei der Konjugation dreht sich die Achse des männlichen Protoplastes um 90° derart, daß durch den Kopulationskanal zuerst der Chromatophor, dann der Kern, dann der zweite Chromotophor hindurchgeht. Der weibliche Protoplast bleibt dabei in seiner Lage unverändert.

2. Bei beiden untersuchten Arten von Zygnema tritt die Verschmelzung der Geschlechtskerne bald nach der Gametenvereinigung ein, in noch jungen Zygoten, aber bei Zygnema stellinum verschmelzen die Kerne im allgemeinen bedeutend später als bei Zygnema cruciatum.

3. In der reifenden Zygote zerfallen gleich nach der Ausbildung aller Zygotenwände zwei männliche Chromatophoren.

4. Darauf teilt sich der Konjugationskern (der primäre Kern) der Zygote zweimal. Die erste Teilung des Kernes ist eine Reduktionsteilung mit den Stadien der Synapsis und der Diakinese. Die Chromosomen entwickeln sich aus der Chromatinschnur der Synapsis in diploider Anzahl. In der Diakinese können ihrer 25—28 gezählt werden. In der Prophase vereinigen sie sich wahrscheinlich paarweise und es erscheinen 14 Chromosomen (haploide Anzahl). Die erste Kernspindel hat die Neigung sich quer zur Achse der Zygote zu legen.

Die zweite Teilung folgt gleich nach der ersten, dabei teilen sich beide Schwesterkerne streng gleichzeitig. Die Anzahl der Chromosomen der zweiten Teilung beträgt gleich von Anfang an 14.

5. Von den vier entwickelten sekundären Kernen der Zygote degenerieren drei, einer aber wächst und nimmt die Stelle des primären Kernes ein. Eine Verschmelzung zweier sekundärer Kerne (zweite Verschmelzung Chmielewski's) findet nicht statt. Degenerieren zufällig nur zwei Kerne, so bleiben die beiden anderen bis zum Ende getrennt und entwickelt eine solche zweikernige Zygote einen zweikernigen Keimling.

6. Die Teilung der Kerne in der Zygote ist eine atavistische Erscheinung, geerbt von den Vorfahren der jetzigen Zygnemaceen, welche ähnlich den Mesotaeniaceen je vier Keime in der Zygote entwickelt haben.

7. Die erste Teilung im Keimling ist eine einfache allotypische Teilung mit der Chromosomenanzahl 14. Die zweite und dritte Teilung sind mit der ersten vollkommen identisch.

Moskau, Juni 1911.

Zitierte Literatur.

1) de Bary, Untersuchungen über die Familie der Konjugaten, 1858.
2) Chmielewski, Matériaux pour servir à la morphologie et physiologie des procès sexuels chez les plantes inférieures, 1890 (russisch).
3) Ders., Matériaux pour servir à la morphologie et physiologie des algues vertes, 1904 (russisch).
4) Dangeard, Sur les phénomènes de fécondation chez les Zygnema. Comptes rendus de l'acad. Paris, 1909, Tome CXLVIII, pag. 1406—1407.
5) Escoyer, Le noyau et la Caryocinèse chez les Zygnema. La cellule 1907, Tome XXIV.
6) Gates, A study of reduction in Oenothera rubiginervis. Bot. Gazette 1908, Vol. XLVI.
7) Ders., The behaviour of the Chromosomes in Oenothera lata = O. Gigas. Bot. Gazette 1909, Vol. XLVIII.
8) Karsten, Die Entwicklung der Zygoten von Spirogyra jugalis Ktzg. Flora 1908, Bd. IC.
9) Klebahn, Über die Zygosporen einiger Konjugaten. Ber. d. Deutsch. bot. Ges. 1888, Bd. VI.
10) Ders., Studien über Zygoten, Pringsheim's Jahrbücher 1891, Bd. XXII.
11) Merriman, Nuclear Division in Zygnema. Bot. Gazette 1906, Vol. XLI.
12) Oltmanns, Beiträge zur Kenntnis der Fucaceen. Bibliotheca bot. 1889, Nr. 14.
13) Overton, Über den Konjugationsvorgang bei Spirogyra. Ber. d. Deutsch. bot. Ges. 1888, Bd. VI.
14) Schaffner, Reduction division in Agave. Bot. Gazette 1909, Vol. XLVII.
15) Strasburger, Ontogenie der Zelle seit 1875. Progr. rei bot. 1907, Vol. I.
16) Yamanouchi, Mitosis in Fucus. Bot. Gazette 1909, Vol. XLVII.

Figurenerklärung zu Tafel I—IV.

Sämtliche Figuren sind bei Anwendung von Zeiss'schen Apochrom. 2 mm und 1,5 mm und verschiedenen Komp.-Ok. gezeichnet; Fig. 21—52 von Mikrotomschnitten (10 μ Dicke), alle anderen von ganzen Zellen aufgenommen.

Zygnema cruciatum.

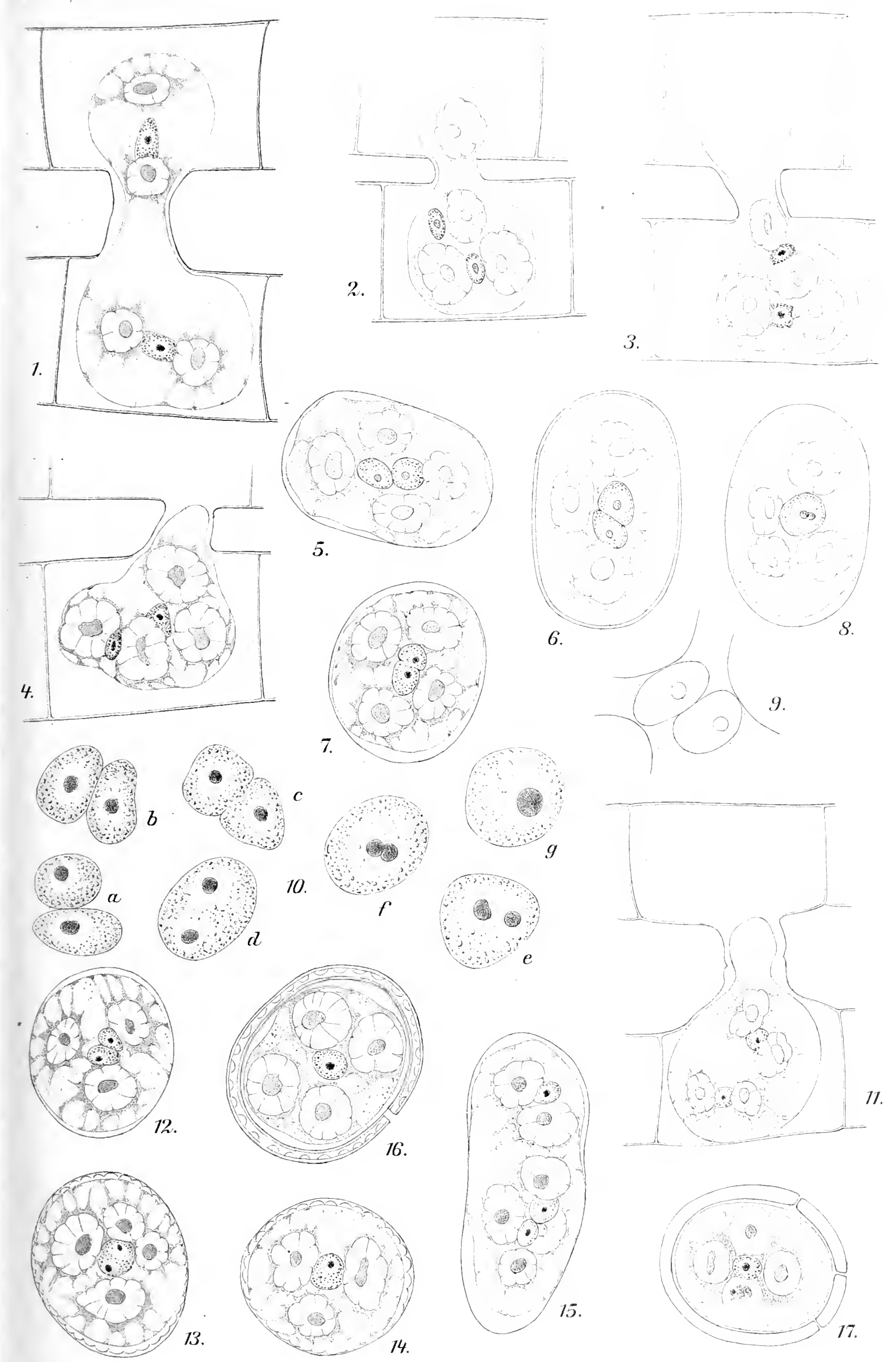
Fig. 1—4. Stadien der Gametenvereinigung. Vergr. 500.
Fig. 5—8. Junge Zygoten mit den verschmelzenden Kernen. Vergr. 500.
Fig. 9. Mittlerer Teil einer jungen Zygote. Man sieht die zentrale Protoplasmaansammlung zwischen den Chromatophoren und die beiden Kerne darin. Vergr. 1000.
Fig. 10. Stadien des Verschmelzens der Gametenkerne in der Zygote. Vergr. 1000.

Zygnema stellinum.

Fig. 11. Gametenvereinigung. Vergr. 500.
Fig. 12, 13, 14. Die Vereinigung der Kerne in der Zygote. Vergr. 500.
Fig. 15. Anormale Zygote, die von Vereinigung der drei Gameten entstand. Vergr. 500.
Fig. 16. Zygote mit dreischichtiger dicker Haut, aber noch mit vier Chromatophoren. Vergr. 500.
Fig. 17—20. Das Zerstören der männlichen Chromatophoren. Vergr. 500.
Fig. 21, 22. Primäre Kerne der Zygote. Fixierung: Chromessig; Färbung: Gentiana-violett, orange. Vergr. 2000.
Fig. 23, 24. Die früheren Synapsisstadien des primären Kernes. Vergr. 2000.
Fig. 25 26. Spätere Synapsisstadien. Chromatinschnur zeigt keine Längsspaltung. Vergr. 2000.
Fig. 27. Die ganze Zygote mit dem Kerne, der auf Fig. 26 bei stärkerer Vergrößerung gezeichnet ist. Vergr. 500.
Fig. 28, 29. Diakinese. 25—28 Chromatosomen; Kernkörperchen noch vorhanden. Vergr. 2000.
Fig. 30, 31. Prophase, 12—14 Chromosomen; Kernkörperchen verschwunden.
Fig. 32. Metaphase auf der Plasmabrücke zwischen den Chromatophoren. Man sieht schiefe Stellung der Spindel und fast Längsstellung der Kernplatte. Vergr. 2000.
Fig. 33. Die ganze Zygote, deren mittlerer Teil auf Fig. 32 gebildet ist. Vergr. 750.
Fig. 34. Fast quere Stellung der ersten Spindel auf der verhältnismäßig breiten Protoplasmabrücke zwischen den Chromatophoren. Vergr. 500.
Fig. 35, 36. Metaphase der ersten Teilung. Vergr. 2000.
Fig. 37, 38. Ana- und Telephase. Vergr. 2000.
Fig. 39, 40, 41. Zweite Kernteilung in der Zygote. Vergr. 750.
Fig. 42. Metaphase der zweiten Teilung. Vergr. 2000.
Fig. 43. Kernplatte der zweiten Teilung vom Pole gesehen. Vergr. 2000.
Fig. 44. Eine Zygote mit vier noch gleichen Kernen. Vergr. 750.
Fig. 45. Beginn der Differenzierung der sekundären Kerne in der Zygote. Vergr. 750.
Fig. 46. Dieselben Kerne wie in Fig. 45, aber stärker vergrößert.
a wächst zu Großkern; in *d* fängt vielleicht auch Wachstum an; *b* und *c* bleiben als Kleinkerne. Vergr. 2000.
Fig. 47. Weiteres Stadium des Differenzierens der sekundären Kerne. Vergr. 750.

Fig. 48. Dieselben Kerne wie auf Fig. 47, stärker vergrößert. Vergr. 750.
a fast ganz entwickelter Großkern, mit nur einem Kernkörperchen und feinem Chromatingerüst.
b, *c*, *d* degenerierende Kleinkerne. Chromatinkörper werden aufgequollen und fließen zusammen. Vergr. 2000.
Fig. 49. Anormale Zygote mit zwei Groß- und zwei Kleinkernen. Vergr. 750.
Fig. 50. Ganz reife Zygote mit zwei Kernen. Vergr. 750.
Fig. 51. Zygote mit drei Großkernen. Vergr. 750.
Fig. 52. Alte Zygote mit zwei Kernen im Moment der Vereinigung. Wahrscheinlich ist das das verspätete Vereinigen der Geschlechtskerne. Vergr. 750.
Fig. 53. Keimung der zweikernigen Zygote. Vergr. 750.
Fig. 54. Weiter entwickelter Keimling einer solchen zweikernigen Zygote. Vergr. 750.
Fig. 55. Normale ganz reife Zygote kurz vor der Keimung. Vergr. 500.
Fig. 56. Keimung einer solchen Zygote. Vergr. 500.
Fig. 57. Teilung des Keimlings in zwei gleiche Schwesterzellen. Vergr. 250.
Fig. 58. Sich weiter entwickelnder Keimling; eine Schwesterzelle ist schon in zwei Enkelzellen geteilt; die andere ist noch in Teilung. Vergr. 250.
Fig. 59. Einzelliger Keimling mit vier Chromatophoren. Keimung ohne Ruhe im Herbst. Vergr. 250.
Fig. 60, 61, 62. Einzelheiten der Zellteilung. In 60 (Prophase) ist noch protoplasmatisches Diaphragma und Querrichtung der Zelle gebildet. In 61 (Metaphase) ist die Spaltung dieses Diaphragma von außen bemerkbar; in 62 (Telephase) ist schon eine feste Querwand gebildet. Vergr. 750.
Fig. 63. Der Kern eines einzelligen Keimlings. Fixierung: Flemming'sche Lösung; Färbung: Eisenhämatoxylin. Vergr. 2000.
Fig. 64, 65. Prophasen der ersten Teilung im Keimlinge. 14 Chromosomen. Vergr. 2000.
Fig. 66, 67, 68. Weitere Stadien der Kernteilung. Vergr. 2000.
Fig. 69. Junge Tochterkerne. Einzelne Chromatinkörper (Chromosomen). Vergr. 200.
Fig. 70. Späteres Stadium. Nukleolus ist schon vorhanden. Vergr. 2000.
Fig. 71, 72. Prophase und Metaphase der zweiten Teilung im Keimling. Vergr. 2000.

Druck von Ant. Kämpfe in Jena.



L. Kurssanow gez. E. Laue Lith. Inst. Berlin.

Verlag von Gustav Fischer in Jena.

18. 19. 20. 22. 21.

23. 24. 25. 26.

27. 28. 29. 31.

32. 33. 34.

30.

35. 36. 37. 38. 39.

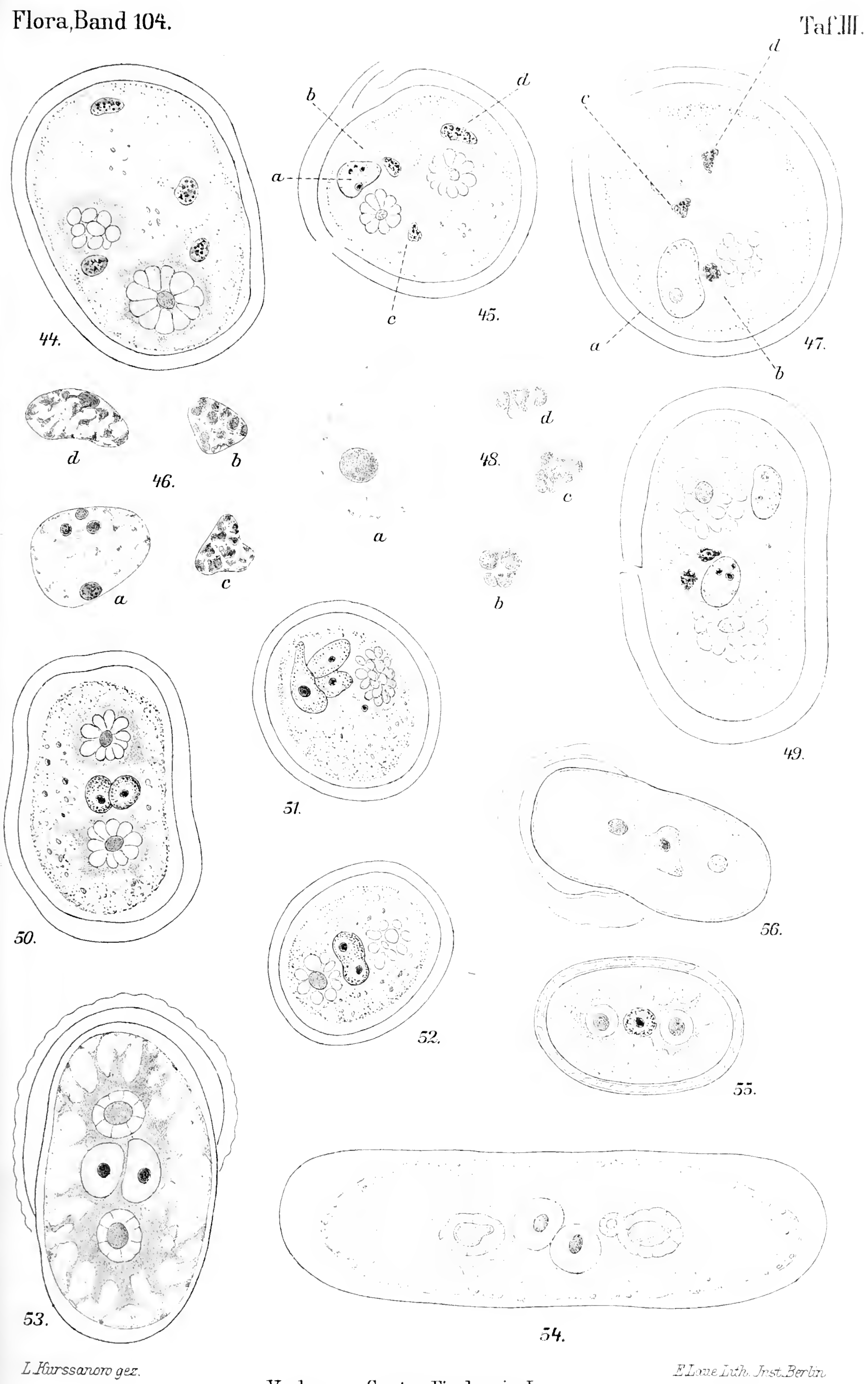
40. 41. 42. 43.

L. Kurssanow gez.

E. Laue Lith. Inst. Berlin

Verlag von Gustav Fischer in Jena.



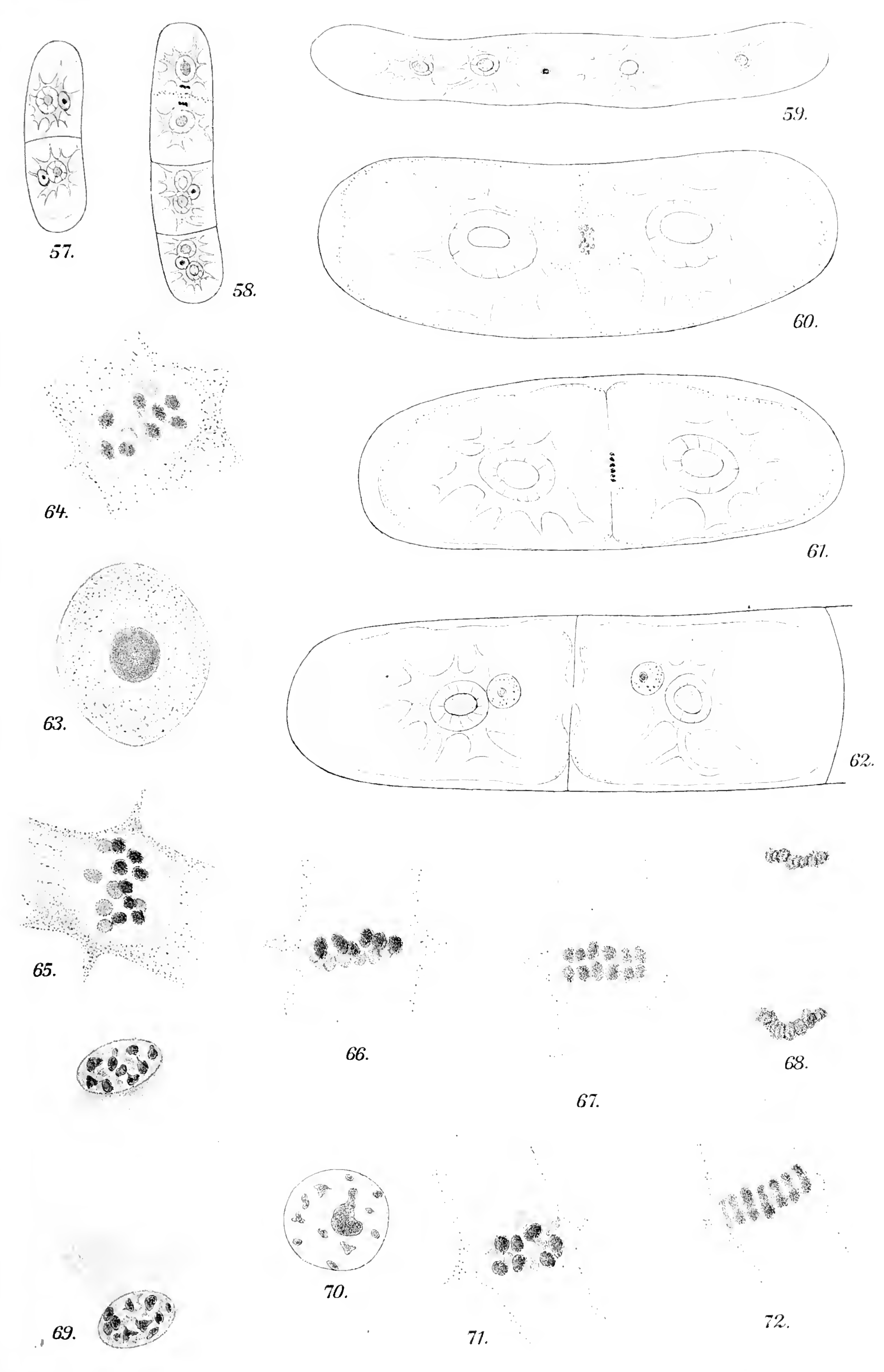


L. Kurssanow gez.

E. Laue Lith. Inst. Berlin.

Verlag von Gustav Fischer in Jena.



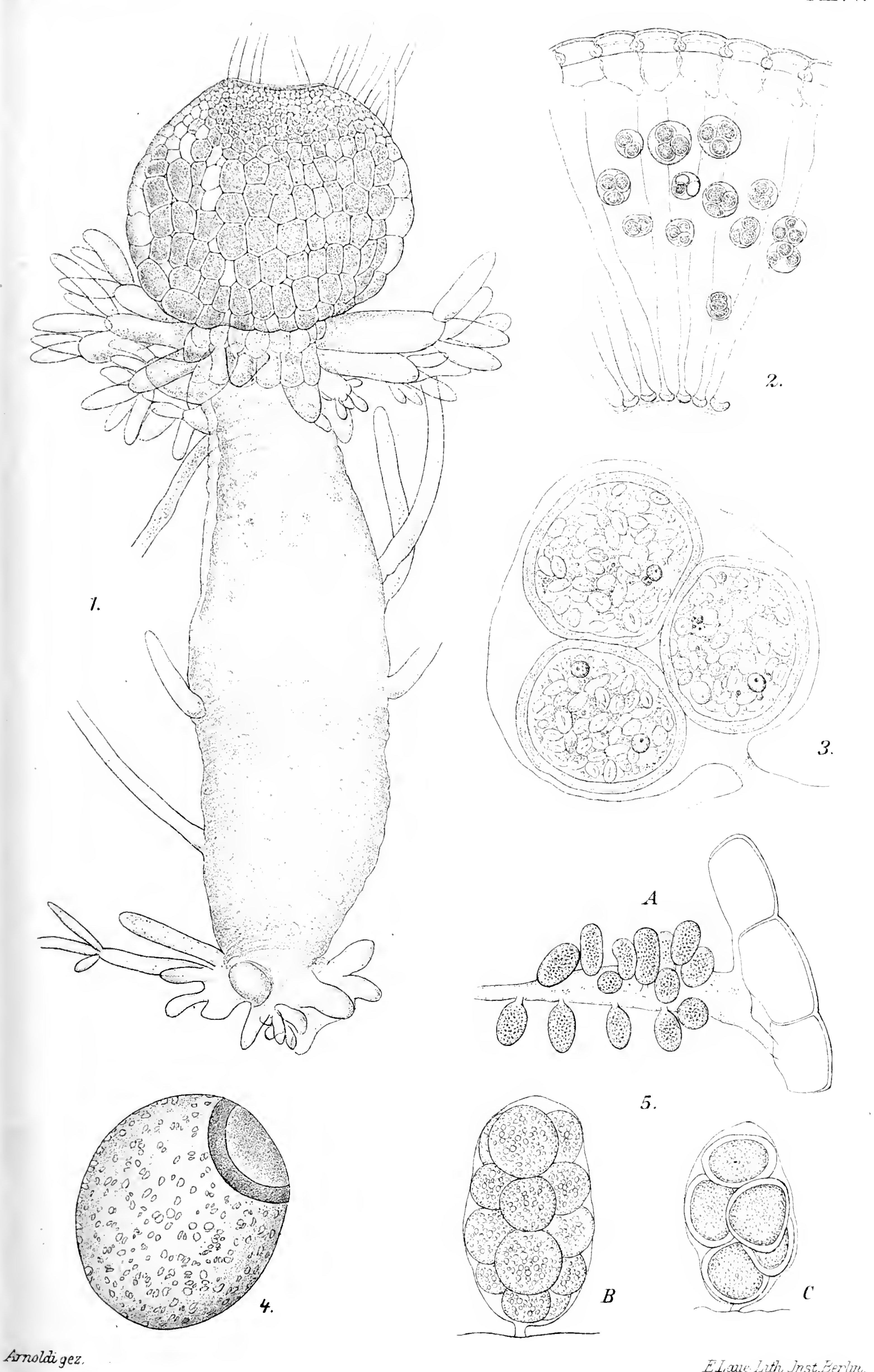


L. Kurssanow gez.

E. Laue Lith. Inst. Berlin.

Verlag von Gustav Fischer in Jena.





Arnoldi gez.   E. Laue Lith. Inst. Berlin.

Verlag von Gustav Fischer in Jena.

Algologische Studien. Zur Morphologie einiger Dasycladaceen (Bornetella, Acetabularia).

Von **W. Arnoldi.**

(Mit Tafel V und 16 Abbildungen im Text.)

Auf den Korallriffen, welche die zahllosen Inseln des Malayischen Archipels umgürten, wachsen zahlreiche Vertreter der grünen Algen aus der Gruppe der Siphoneen und Siphonocladiaceen. Alle diese Gattungen bilden eine für die Tropenmeere höchst charakteristische Vegetation, welche namentlich der Ebbe- und Flutregion zuteil kommt. Im seichten Wasser, das während der Ebbe am Ufer zurückbleibt und von den glühenden Sonnenstrahlen durchwärmt wird, findet man Caulerpa-Arten; sie kommen auf sandigem Boden vor, überall, wo derselbe sich zwischen den Korallmassen ansammelt; die winzigen Arten dieser Gattung besiedeln auch Korallgestein. Auf schlammigem Boden gedeiht die massive Art Aurainvillea durch dicke Stämmchen ausgezeichnet, an denen die fächerartig verzweigten oberen Thalluszweige sich verbreiten. Die Halimeda-Arten wachsen sowohl auf Sand als im Schlamm, ganze Formationen bildend. Ihnen auf Sandboden beigesellt findet man das Meeresnetz — Microdictyon. Auf Gestein findet man verschiedene Dascycladaceae: Acetabularia und Polyphysa (besonders üppige Formationen längs dem Ufer gewisser Inseln der Insulinde). Mit ihnen zusammen trifft man Boodlea, Struvea aus den Siphonocladiaceen, Valonia, Halicystis und Dictyosphaeria aus den Valoniaceen; letztere siedeln sich auf Sandboden an. Bornetella und Neomeris steigen gewöhnlich tiefer als ihre Verwandten längs den Riffen herunter.

Alle diese Arten sind mehrfach von Systematikern und Morphologen untersucht worden. Die morphologische Forschung läßt aber noch viel zu wünschen, da zum Studium ausschließlich trockene Algen aus Herbarien und Alkoholmaterial benutzt wurde. Diese Lücke zu füllen versuchte ich während meiner vorjährigen Reise nach dem Malayischen Archipel, indem ich verschiedene Vertreter der Siphonales und Siphonocladiales mit Hilfe der jetzigen Fixierungsmittel u. a. untersuchte.

Ich fange mit den Dasycladaceaen an: Bornetella und Acetabularia. Während Neomeris und Bornetella nah verwandt sind, nimmt Aceta-

bularia, die etwas anders gebaut ist, eine gesonderte Stellung ein Über die Verbreitung genannter Arten treffen wir folgende Angaben an. Aus der Gattung Acetabularia kommt nur die Art A. mediterranea in der gemäßigten Zone vor, alle übrigen sind Bewohner der Tropenmeere. Dasselbe gilt für sämtliche Neomeris- und Bornetella-Arten. Neomeris annulata (Dickie) stammt aus Westindien, den Bermuda-Inseln, Madagaskar, dem Malayischen Archipel (überall), den Freundschaftsinseln, Bolivien (Howe I); andere haben einen begrenzten Verbreitungskreis. Z. B. ist Bornetella oligospora Solms nur an wenigen Stellen des Malayischen Archipels gefunden worden (durch Frau Weber van Bosse und mich), Bornetella capitata ist eine ausgesprochen östliche Form aus den Freundschaftsinseln, dem östlichen Teile des Malayischen Archipels (Arnoldi, Beccari), Riu Kiu (Okamura). Acetabularia caraibica ist in der neuen und der alten Welt heimisch (Solms II, meine Funde), einige andere Acetabulariaarten, z. B. Acetabularia calyculus Quoy et Gaimard sind rein australische Einwohner (Solms II).

Bornetella oligospora Solms fand ich auf den Korallriffen der 1000 Inseln (zwischen der SO.-Küste Sumatras und NW.-Küste Javas). Solms, der die Alge zuerst beschrieb, erhielt sie von Frau Weber van Bosse aus der Insel Flores (östlich von Java), aus Makassar (J. Celebes) und Neu-Guinea (Beccari). Nach Solms ist sie B. nitida Mun. Chalm nahe verwandt und unterscheidet sich von ihr durch die Zahl der Sporangien. Cramer (I, II, III) beschrieb ausführlich die verticillierten Siphoneen: Neomeris, Cymopolia, Bornetella und Halicoryne und jede weitere Untersuchung muß von der klassischen Beschreibung des Züricher Botanikers ausgehen. Die Arbeit Cramer's setzte Solms fort. Ich erlaube mir die Angaben Cramer's und Solms' nicht ausführlich zu wiederholen. Wenn aber in meiner Beschreibung Stellen vorkommen, die bei obengenannten Botanikern schon vorhanden sind, so entschuldigt mich einigermaßen das hohe Interesse, das betreffende Siphoneen erwecken, und der daraus entspringende Wunsch, überall ein möglichst vollständiges Bild zu geben.

Die von mir gesammelten Exemplare von Bornetella oligospora Solms stellten etwas gebogene walzenförmige Pflänzchen dar, bis 30 mm hoch und ungefähr 5 mm dick — im dicksten Teile des Thallus. Die Basis bildet ein kleiner Fuß (siehe Solms I, Pl. X, f. 1) — die Spitze der Alge ist abgerundet (Textfig. 1). Die jungen Exemplare gaben mir ein Bild der Entstehungsweise des Thallus. Cramer (II) hat zwar die Spitze von Bornetella nitida abgebildet, doch ist seine Schilderung wegen Mangel

an Material lückenhaft. Die Spitze einer wachsenden Bornetella ist etwas ausgehöhlt und von haarartigen Auswüchsen der nächsten Rindezellen bedeckt. Solche Haare bestehen aus einer dicken Basalzelle und aus dichotomisch verzweigten Fäden; die Endzellen der Fäden sind sehr zart, dünn bewandet und mit grobem, körnigem Protoplasma versehen. Das obere Ende der großen Zentralzelle ist flach oder etwas gewölbt und in der nächsten Nähe entspringt der erste Zweigwirtel. Jeder Zweig bildet nach 3—4maliger Teilung obengenannte Härchen. Wie aus beiliegender Zeichnung zu ersehen ist (Textfig. 2) stehen diese Zweige auf gewissem Abstande und berühren sich auf den jüngeren Stadien keineswegs. Die jüngsten Wirtel stehen senkrecht, die späteren krümmen sich dermaßen, daß ihre gebogenen Spitzen eine Art Gewölbe über der ausgehöhlten Stammspitze bilden. Da diese Spitzen noch üppig verzweigt sind, ist der Ver-

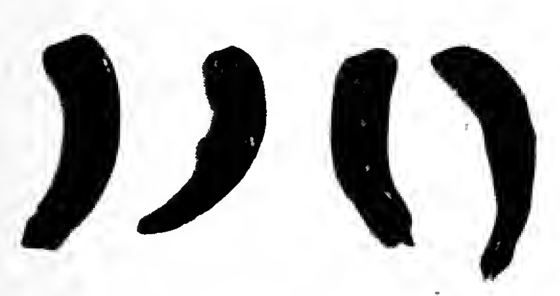


Fig. 1.

Fig. 1. Bornetella oligospora. Photographische Aufnahme. Nat. Größe.

Fig. 2. Bornetella oligospora. *A* Junge Äste auf dem Scheitel der Zentralzelle. *B* Junge Seitenäste die erste Rindenanlage bildend; sie tragen noch mehrzellige verzweigte Haare. *C* Haarnarben auf den Rindenzellen.

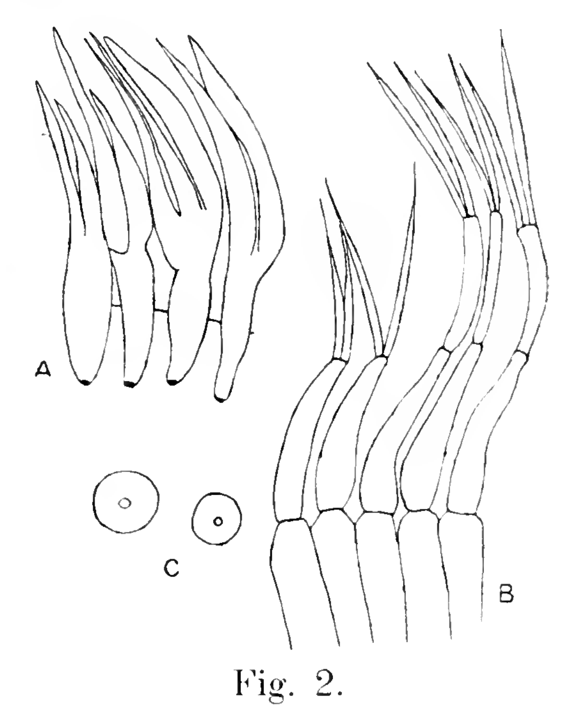


Fig. 2.

schluß der Stammspitze ein vollkommener und wird also etwaiger Schädigung des Vegetationspunktes vorgebeugt. Später wächst der Basalteil des Zweiges in die Länge, während das Wachstum der Verzweigungen nach allen Richtungen gleichmäßig erfolgt. Da die Nachbarzellen dabei einen gewissen Druck aufeinander ausüben, so nehmen sie eine polyedrische Form an, während die Basalzelle konisch wird. — Die Fäden, die sich an den jungen Wirtelzweigen entwickelten, fallen bald ab, eine Narbe hinterlassend, die als ringförmiger Wulst an den leeren Basalzellen ins Auge fällt (Textfig. 2 *C*). Diese polyedrisch zusammengedrückten Zellen der Auszweigungen bilden die Rinde. Die Verbindung der Rindzellen erweckten schon lange Aufmerksamkeit, dank der merkwürdigen Verdickung der Porenmembranen.

Es ist eine zylindrische Verdickung, die in der Nähe der Zellwand anfängt und die ganze Zelle umkreist.

In dieser Verdickung werden Kalksalze abgelagert. Wie oben gesagt, besteht die Spitze des wachsenden Thallus aus dem Ende der axilen Zentralzelle und aus freien Seitenzweigen. An den älteren Teilen und bei den vollkommen erwachsenen Algen zeigen die Rindenzellen solche Verbindungen, wie es Solms abbildet (I, Taf. IX, Fig. 1). An solchen Pflanzen ist es schon zu spät, die Entstehung der Verdickungen zu studieren. Etwas entfernt von der Spitze berühren sich die Zweigzellen, eine Rinde bildend, doch die Berührungsstellen bleiben ebenso dünn, wie bei den freistehenden Zweigen (Textfig. 2 *B*). Unter diesen jungen Zellen finden wir eine Zone, wo die Verbindungen ausgesprochener werden. Die äußere Hälfte der Zellwand wird verdickt und schichtig, an der Außenfläche wird eine dünne und glänzende Kutikularschicht abgelagert, die radialen Wände sind gleichfalls verdickt und im optischen Durchschnitt erblickt man folgenden Bau. Man sieht ein Dreieck mit halsartigem Teil, der von zwei Zähnen eingeschlossen wird, ihm folgt ein breiter Hauptteil und zwei Zähnchen im tiefsten Teile der Verdickung (Textfig. 3 *A*). Weiter nach innen wird die Zellwand dünner und geht in die Membran der Zweige ersten Ranges über, die der Zentralzelle entspringen. Aufeinanderfolgende Schnitte, die durch die Rinde geführt werden, erlauben die Verdickung besser kennen zu lernen.

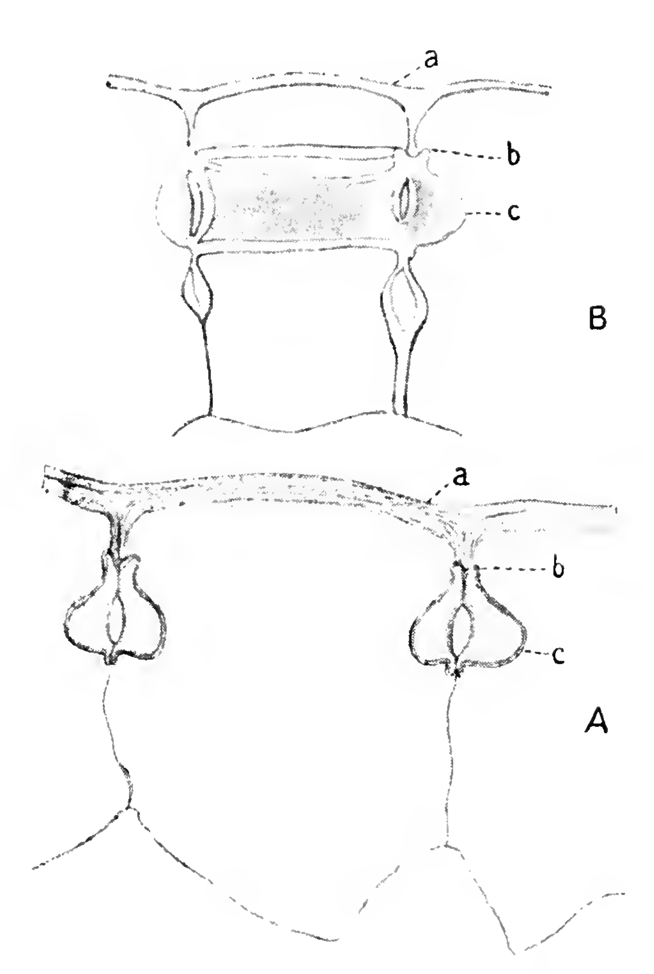


Fig. 3. Bornetella oligospora. *A* Optischer Schnitt durch zwei Nachbarrindenzellen; *a* äußere Zellwand, *b*—*c* Gürtelband. *B* Dasselbe von der Peripherie betrachtet. Vergr. 750.

Fig. 3 *A* zeigt die Verdickung in optischem Durchschnitt durch die Grenze zweier Nachbarzellen. Die Beschreibung ist schon oben gegeben. Indem wir den Tubus des Mikroskops auf die Zellwand einstellen, bekommen wir die Verdickung am Gürtel zu sehen, der die Zellwand umkreist. In diesem Gürtel erkennen wir einen breiten zentralen Teil, der der Mitte der Verdickung entspricht, und ein oberes und unteres Band, welche beide den zwei Zähnchen in der Mitte der Verdickung entsprechen (Textfig. 3 *B*). Von der Oberfläche aus gesehen bemerkt man die äußerst feinen Kanälchen, die von einer Zelle zur andern führen, etwas tiefer erscheinen die schmalen Umrisse, die den Zähnchen entsprechen, noch tiefer liegt ein breites Band,

welches die Mitte der beschriebenen Bildung vorstellt. Die tieferen Zähnchen sind schwer zu unterscheiden, da sie durch den in die Breite gezogenen mittleren Teil verdeckt werden.

Ein ähnlicher Bau ist durch Cramer bei Bornetella nitida (II, Fig. 8—12, Taf. III) und durch Solms bei derselben Form, sowie Bornetella oligospora (Solms, Fig. 5, 6, 7) beschrieben worden. Die von mir gefundene Struktur erweist sich aber als etwas komplizierter. Im Gürtelbande, den Angaben der genannten Autoren gemäß, werden Kalkkristalle abgelagert, während die Zellwände aus deutlichen Schichten aufgebaut werden.

Einige von den Individuen von Bornetella oligospora stellen ihren Wuchs früh ein und gehen zur Vermehrung über. Dabei nehmen ihre Zellwände unten und am oberen Ende die oben geschilderte charakteristische Struktur an, sich durch oben beschriebene Gürtelbänder auszeichnend. Solch eine Alge bildet unter anderem Graf Solms ab (Taf. IX, Fig. 1). Andere Thalli behalten im Gegenteil ihre Wachstumsfähigkeit, indem sie am Gipfel der Zentralzelle fortwährend neue Wirtel bilden. Diese wachsende Thalli fallen durch ihre mehrfach verzweigten Härchen auf, welche den oberen Rindenzellen entspringen. Die Zentralzelle von Bornetella oligospora, wie dies durch frühere Forschung schon klargelegt ist, erstreckt sich durch den größten Teil des Thallus, kurz vor seiner Spitze endigend. Sie erreicht eine ziemliche Dicke, bis 0,6—0,7 mm, und besitzt feste Zellwände, ungefähr 20 μ dick. Von der Zentralzelle zweigen die Wirtelzweige ab, in der Art, daß in ihnen der Hohlraum jener Zelle eine Fortsetzung findet, dank dem Vorhandensein enger Poren, welche die sehr verdickte Membran durchsetzen (Textfig. 4).

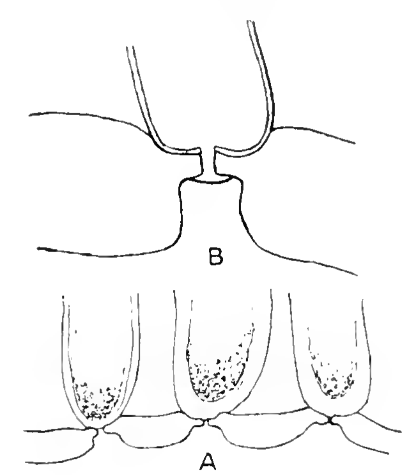


Fig. 4. Bornetella oligospora. *A* Verbindungsstelle der Strahlen erster Ordnung mit der Zentralzelle, eine Pore zeigend. *B* Dasselbe, stärker vergr.

Der Hohlraum der Zentralzelle bildet eine große Vakuole, welche von einem sehr dünnen Protoplasmaschlauch umgeben wird. Das Protoplasma enthält körnige Chromatophoren, Stärke und Eiweißkristalle, welche alle an gut durch Osmiumsäure fixierten Präparaten sichtbar werden. Im Protoplasma sind auch die zahlreichen Kerne eingebettet, trotzdem ziemlich weit voneinander entfernt. Der Zentralzelle entspringen die Zweige 1. Ordnung, welche als Rindenbildner wirken. Die Zahl der Wirtel schwankt; bei großen Exemplaren erreicht sie 35, wobei die Länge eines Zweiges 2. Ordnung = 1 mm und lebhaft an die Zentralzelle erinnert.

An diesen Zweigen entwickeln sich die Sporangien, welche der Schilderung des Grafen Solms gemäß auf verschiedenen Abständen von der Zentralzelle sich abteilen. Ihre Zahl erreicht 8, öfters etwas weniger.

Die Anordnung der Sporangien ist ein Unterscheidungsmerkmal der B. oligospora gegenüber der B. nitida. Fig. 2, Taf. V zeigt einen Teil eines Querschnittes durch den Thallus der Alge, wobei Sporen enthaltende Sporangien an den Ästen 1. Ordnung zu erkennen sind. In fertigem Zustande stellt ein Sporangium einen kugeligen Körper vor, dessen Diameter 160—170 μ gleich ist. Er wird vom Tragast mittelst eines Pfropfens aus einer lichtbrechenden Substanz abgetrennt und sitzt auf einem kurzen Fuße (Fig. 3, Taf. V, Textfig. 5 *A*), welcher leicht vom Tragast abfällt. In meinem Material enthielten die Sporangien je 4 Sporen, tetraedrisch angeordnet; selten waren es 5—6 Sporen (Textfig. 5 *A*). Sporangien mit je 10 Sporen bekam ich nie zu sehen. Die Sporen waren in der einen Richtung 65 μ lang, in der anderen 80 μ. Also war ihre Form nicht rund, wie Solms sie zeichnet (Taf. IX, Fig. 2, 3), sondern eher ellipsoidisch. Solms fand auch eine Sporenlänge von 90—95 μ. Es könnte sein, daß ich es mit einer Varietät zu tun habe, oder daß die Sporenzahl von äußeren Umständen beeinflußt wird. Das Sporangium entsteht als kleine Ausbuchtung am Zweige, welche mit demselben noch lange durch eine Pore verbunden bleibt.

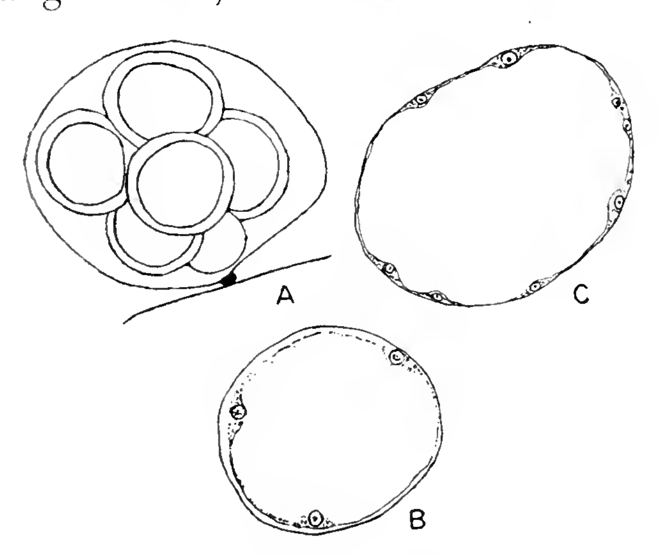


Fig. 5. Bornetella oligospora. *A* Ein Sporangium mit mehreren Sporen (schematisch). *B* Ein Sporangium mit drei abgebildeten Zellkernen. *C* Eine mehrkernige Spore.

Wie aus Fig. 2, Taf. V ersichtlich ist, gibt der das Sporangium erzeugende Ast den größten Teil seines Inhaltes an dasselbe ab. Das Sporangium ist dicht mit Protoplasma und mit Chromatophoren erfüllt. In ihm kann man zuerst einen Kern unterscheiden, später, in einem vorgeschritteneren Stadium bekam ich Sporangien mit 4 typisch angeordneten Kernen zu sehen, wie Fig. 5 *B* zeigt, nämlich als Seiten eines Tetraeders. Wahrscheinlich bilden sich zuweilen mehr als 4 Kerne, da ja die Zahl der Sporen auch größer werden kann. Nach der Teilung der Kerne zerfällt das Plasma in die vier Sporen, die so angeordnet sind, wie in Fig. 3, Taf. V abgebildet ist. Jede Spore wird von einer dicken Zellwand umgeben, deren äußere Schicht uneben und mit Einsenkungen versehen ist, wie es bei Bearbeitung mit Hämatoxylin besonders hervortritt (Fig. 4, Taf. V). An einem Sporenpole befindet sich ein Deckel,

der durch einen ringförmigen Riß abgetrennt wird. Die obengenannte Zellwandstruktur geht auf den Deckel nicht über. Dieser Deckel war schon früher durch Solms an den Sporen von Bornetella gefunden worden. Nach innen zu folgt der Membran das Protoplasma, das mit Stärke und Chromatophoren vollgestopft ist. Auf Mikrotomschnitten kann man einen exzentrisch liegenden Kern finden (Fig. 3, Taf. V). Der Kern enthält einen Kernkörper und ein feines Chromatinnetz.

Schon in den früheren Stadien vergrößert sich die Zahl der Kerne, wie aus Fig. 3, Taf. V zu sehen ist, wo die links liegende Spore zwei symmetrisch angeordnete Kerne enthält. Auf den späteren Stadien werden die Kerne zahlreicher. Die Kerne nehmen in der peripherischen Plasmaschicht ihre Stellung ein, wie aus Textfig. 5 *C* zu sehen ist, wo der Inhalt der Spore mit Absicht nicht abgebildet ist. Die Sporangienbildung geht energisch vor sich in den erwachsenen Thalli und bald wird die ganze Alge mit Sporangien gefüllt. Die dünnen Äste des Sporangium werden abgerissen und sie sammeln sich im unteren Thallusteil an, wo sie gleich Nüssen im Sack liegen. Die Spitze des Thallus wird zerstört und die Sporangien werden befreit. Ihre zarten Häute sind auch nicht lebensfähig im Vergleich mit den stark verdickten Zellwänden der Sporen — und sie werden noch im Innern des Thallus gesprengt, so daß statt ihrer freie Sporen bemerkbar werden. Leider fehlen mir keimende Sporen. Ich werde diese Lücke durch eine betreffende Beschreibung bei anderen Arten derselben Gattung ersetzen.

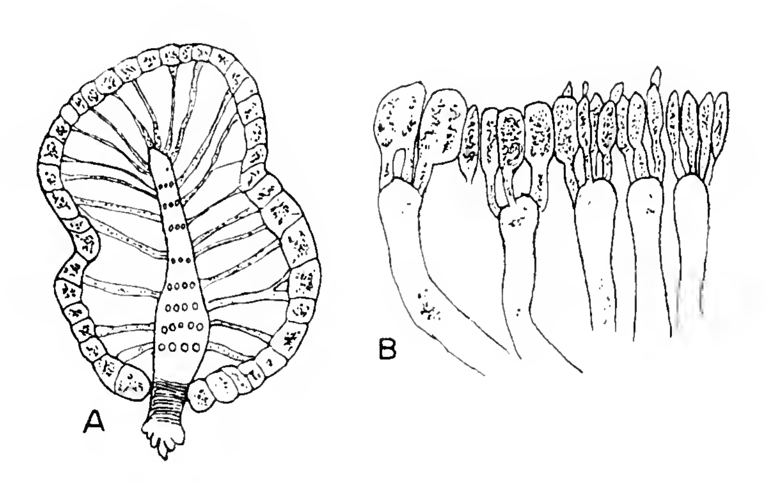


Fig. 6. Bornetella capitata. *A* Optischer Längsschnitt durch eine ausgewachsene Pflanze. *B* Erste Rindenanlage.

Bornetella capitata J. G. Agardh f. brevistylis. Mit B. oligospora zusammen fand ich in den östlichen Meeren, bei dem Aruanischen Archipel eine andere Bornetella-Art, deren Bestimmung viel Schwierigkeiten bereitete. Diese Art zeigt eine Kugel- oder eiförmige Form. Die größten Exemplare erreichen die Größe eines Erbsensamens. Der Thallus sitzt auf einem kurzen Fuße, welcher meistens weit kürzer als der Thallus der Alge ist und nur in einzelnen Fällen ihm gleich ist. Textfig. 6 gibt bei kleiner Vergrößerung den optischen Durchschnitt der Alge wieder. Der Bau des unteren Teiles des Fußes zeigt deutlich, daß der Fuß nicht abgerissen und auch nicht verkürzt ist. Das wird durch eine Ansammlung

von Protoplasma in dem unteren Teile des Fußes des Thallus bestätigt. Bornetella capitata sitzt auf einem Fuße, dessen Länge der des Thallus gleich ist. Ebenso bildet ihn auch Cramer ab (Fig. 6 u. 13, Taf. IV (II)). Nach Solms-Laubach ist dessen Bornetella sphaerica Zarnadini dasselbe, was Bornetella capitata ist (p. 92 seiner Arbeit), obgleich seine Zeichnung (Taf. IX, Fig. 8) Bornetella sphaerica mit runden Sporangien und nicht aufgeblasenen Zweigen 1. Ordnung darstellt. Bornetella capitata trägt aufgeblasene Zweige 1. Ordnung, welche verlängerte Sporangien tragen. Durch ebensolche verlängerte, an aufgeblasenen Zweigen sitzende Sporangien ist auch die von mir zu beschreibende Alge charakterisiert. Auf oben gesagtes mich stützend, zähle ich diese Alge zur Art B. capitata, sie als besondere Form B. capitata forme brevistylis (mihi) bezeichnend. Der bekannte japanische Algologe Okamura bildet auf Taf. XLIV, Fig. 1 *a* u. *b* u. 2 B capitata von den Riukui Inseln ab; dieselbe sitzt auf kurzem Fuße, der weit kürzer ist als der kugelförmige Kopf. Der Vergleich mit den Originalexemplaren der oben genannten Autoren wird erlauben die Art endgültig zu benennen. Indem wir die früher angeführte Zeichnung betrachten, können wir eine Vorstellung vom Bau der Alge uns machen. Sie ist 7 mm lang, besteht aus einer Zentralzelle, welche in der oberen Hälfte zylindrisch mit einer spitzen oder glatten Fläche abschließend in der unteren aufgeblasen ist und in einen kurzen Fuß, der mehrere Ringfalten aufweist, übergeht. Die Basis des Fußes geht oft in korallenförmige Auswüchse über, mittels deren die Alge sich am Substrat anheftet. Der Zentralzelle entspringen die zahlreichen Wirtelzweige 1. Ordnung, deren Zahl gewöhnlich 12—14 beträgt. Diese Zweige werden ebenso wie bei B. oligospora in die Zweige 2. Ordnung geteilt, deren Zahl jene von B. oligospora bei weitem übertrifft und 6—8 beträgt. Die Zweige 1. Ordnung, namentlich die, welche der Zentralzelle entspringen, sind der Form nach zylindrisch und werden nur an den Punkten der zweiten Verästelung keulenförmig aufgeblasen; nur die untersten Zweige erscheinen als auf größere Entfernungen verdickt. Die Zweige 2. Ordnung werden an ihren Enden erweitert, indem sie große Rindenzellen bilden, welche fest untereinander verbunden werden, ohne die für B. oligospora so charakteristischen Gürtelbänder zu bilden. Die große Menge des von mir gesammelten Materials erlaubt den Bau und die Rindenbildung dieser Bornetella-Art zu studieren. Textfig. 6 *B* zeigt einige junge Zweige I. Ordnung, die ihrerseits verzweigt sind. Jeder trägt einige Zweige, deren Durchmesser der ganzen Länge nach ziemlich gleich bleiben, und danach fangen ihre Spitzen an sich radial zu verbreitern, bis dank ihrer Berührung die großzellige Rinde entsteht (Textfig. 7).

Die Sporangien von Bornetella capitata entstehen in großer Zahl an den Zweigen 1. Ordnung, näher zur Peripherie der Alge (s. Fig. 5, Taf. V). Der Sporangien tragende Teil des Astes ist stark aufgeblasen. Das Sporangium nimmt sehr bald seine typische, nämlich längliche Form an. Sie sitzen wie bei B. oligopora auf kurzem Fuße. Ihre Länge schwankt zwischen 160—200 μ, ihre Breite zwischen 90—100 μ. Vom Aste wird das Sporangium durch ebenso einen Pfropfen abgetrennt, wie bei vorhergehender Art, das Protoplasma ist ebenso durch Nährmaterial überfüllt. Anfangs einkernig, wird das Sporangium später vielkernig und dessen Plasma zerfällt in Sporen; deren Zahl verschieden ist. Häufiger entstehen viele Sporen im Sporangium; mehr als 10 (Fig. 5 *B*, Taf. V), wo 13 Sporen abgebildet sind und die unter ihnen liegenden nicht in die Zeichnung aufgenommen wurden.

Es kommen aber auch Fälle vor, wo nur 4—5 Sporen im Sporangium entstehen (Fig. 5 *C*, Taf. V). Die Sporen — 60 μ lang und 48 μ breit — sind durch eine vollkommen glatte Zellwand geschützt, welche sich mittels eines Deckels öffnet.

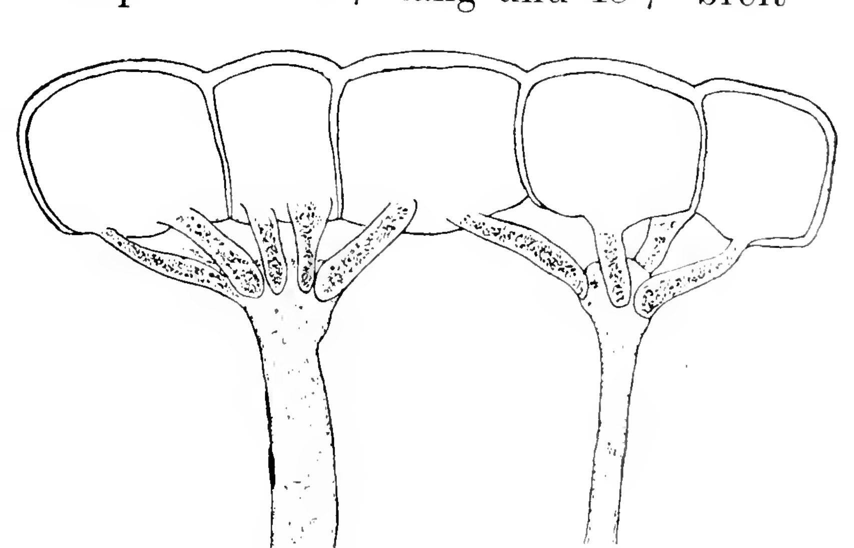


Fig. 7. Bornetella capitata. Ein Teil der fertigen Rinde.

Das größte Interesse verdienen die früheren Keimungsstadien, welche ich bei Bornetella capitata zu sehen bekam. Cramer und Solms haben bereits einige theoretische Bemerkungen über diese Stadien ausgesprochen. Textfig. 8 zeigt ein junges Stadium. Die Zentralzelle ist stark ausgewachsen, ihr entspringen Wireläste, die beschriebene Äste und Haare tragen. Das Köpfchen ist noch nicht vorhanden. Textfig. 9 gibt ungefähr ein ähnliches Stadium wieder, doch die Wirtelbildung wird regelmäßiger und die Zweige des oberen Stocks umgeben den Scheitel der Alge. Fig. 1, Taf. V endlich zeigt eine weiter fortgeschrittene Alge. Schon ist die obere Hälfte des Thallus entstanden. Der obere Teil des Thallus — sein Scheitel ist fertig, ist aber noch bedeutend kürzer als der Fuß. Der Scheitel besteht aus fest aneinander geschmiegten Zellen. Es haben sich noch die haarförmigen Fäden erhalten, welche an den oberen Zellen entstehen. Über dem Scheitel entspringen vielfach verzweigte Fäden, welche ganz genau denselben Bau aufweisen, wie auf jüngeren Stadien. Der ganzen Fläche des überlangen Fußes entspringen Fäden,

die aber nicht verzweigt sind, während aus der korallförmigen Basis eine Art Sproß mit Seitenzweigen herauswächst. Der Fuß ist bis oben mit protoplasmatischem Inhalt erfüllt, mit Chromatophoren, Eiweißkrystallen und Kernen, und ist auf diesem Stadium noch eine lebendige Zelle.

Diese jüngeren Stadien erlauben eine gewisse Regelmäßigkeit in der Entwicklung der höheren Dasycladaceen zu finden und sie mit den einfachen Vertretern dieser Reihe zusammenzustellen.

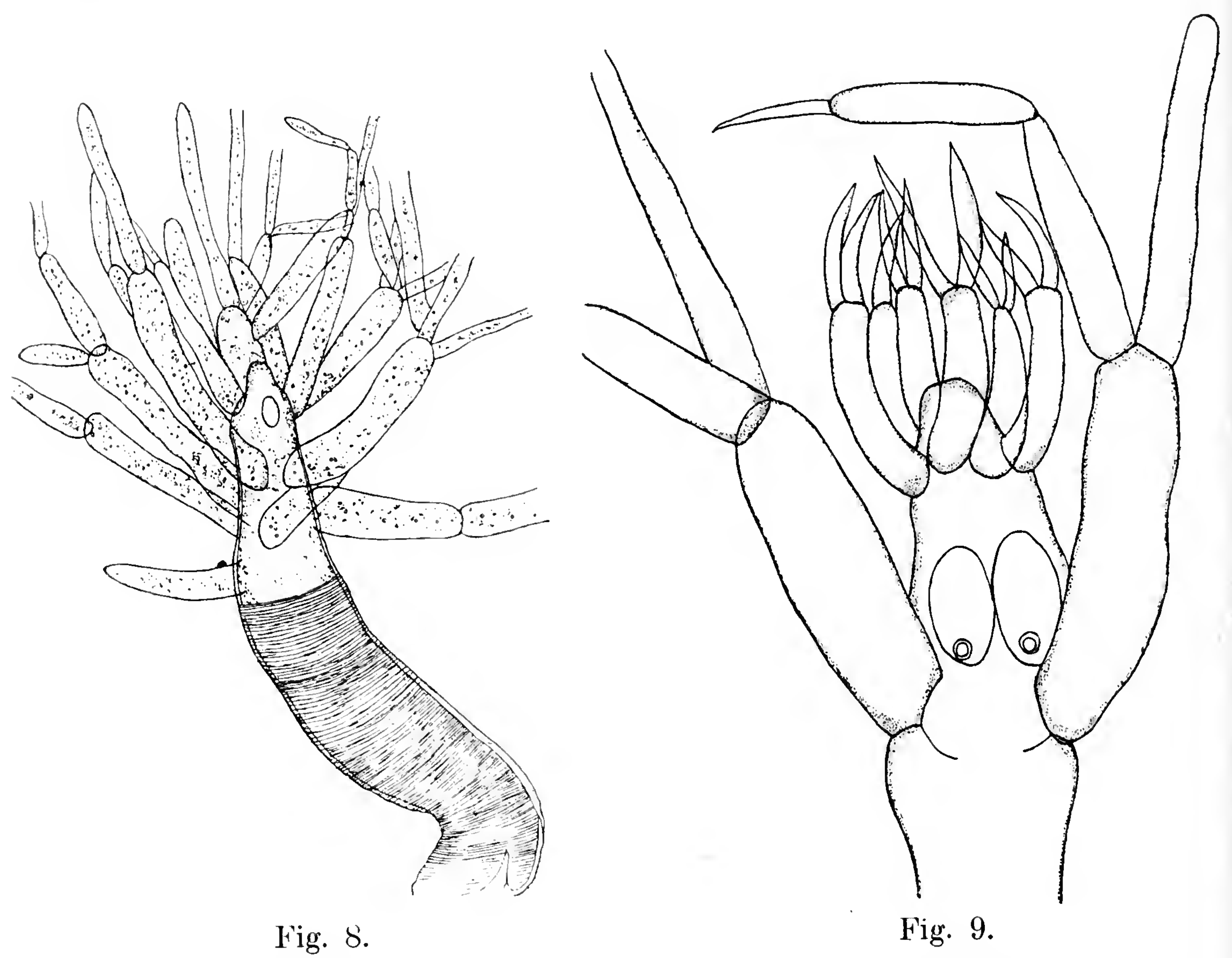


Fig. 8. Bornetella capitata. Ein sehr junges Entwicklungsstadium.
Fig. 9. Bornetella capitata. Ein ebenso junges Entwicklungsstadium wie an Fig. 12.

Die früheren Keimungsstadien von Acetabularia, wie sie Woronin und de Bary beschrieben haben, ebensolche Stadien von Neomeris und Cymopolia nach den Beobachtungen von Cramer (II) und Solms (I) und die vorliegende Beschreibung der jüngeren Thalli von Bornetella capitata weisen auf einen allgemeinen rhythmischen Entwicklungsgang in der Gruppe von Dasycladaceen, auf die verhältnismäßig spät auftretende definitive Ausarbeitung des Thallus und auf eine längere Existenz der Jugendstadien auf. Dem Naturalisten, der in Laboratorien unter den Tropen arbeitet, gibt das Studium der Regeneration bei ge-

nannten Algen Material zur Lösung der Frage: ob die Regeneration unmittelbar eintreten wird, oder ob dabei jedesmal die jüngeren Stadien durchlaufen werden.

Acetabularia.

Der prachtvollen Monographie des Grafen Solms „Monograph of the Acetabularia" (Transactions of the Linnean Society of London 1895) verdankt jeder Botaniker, der sich mit Acetabularia abgibt, eine Basis, von der er ausgehen kann. Die erwachsene Acetabularia hat bekanntlich die Form eines Hutpilzes dadurch, daß die einen Schirm bildenden Strahlen einem langen und dünnen Fuß aufgesetzt sind. Die Höhlungen der Strahlen sind mit der Höhlung des Fußes vereinigt und an der Stelle, wo die Strahlen ihren Anfang nehmen, wölben sich Auswüchse empor, welche den Namen einer „Krone" erhielten. Die oberen werden als Corona superior bezeichnet, die übrigen nehmen ihre Stellung unter den Strahlen ein, eine untere Krone die Corona inferior bildend. In der Abteilung Acetabuloides und Acetabulum findet man beide Kronen, obere und untere, bei der Polyphysa-Abteilung jedoch nur die obere. Die Strahlen der oberen Krone geben besonderen Dornen — den „Pili" ihren Ursprung, deren Zahl und Ordnung bei der Bestimmung der Acetabularia-Arten von besonderer Wichtigkeit ist, gleichwie die Form der Kronenzähne, die Länge und Form der Strahlen (radii) und Zahl und Größe der Sporen. Indem ich mein Acetabularia-Material bearbeitete, das namentlich von den Aru-Inseln stammte, stieß ich auf Schwierigkeiten, da viele Merkmale der gesammelten Formen mit den Diagnosen nicht stimmen wollten und sich als unbeständig erwiesen. Als größte Acetabularia-Art erwies eine an der Nordküste der Insel Wammar gefundene, wo sie in großer Anzahl in der Ebbe- und Flutregion wuchs, auf felsigem Boden nicht weit vom Leuchtturm. Die Alge bestimmte ich als A. caraibica Kütz, trotz einiger Widersprüche in der Diagnose. Die Alge erreicht eine Höhe von 2 cm, der Durchmesser des Schirms ist 6—7 mm lang, die Zahl der Strahlen kommt gleich. Die Breite der Strahlen dort, wo sie ihren Anfang nehmen, ist 0,08 mm, am Endteil 0,4—0,5 mm (Textfig. 10). Die Strahlen sind durch Kalk zusammengekittet, der Schirm hat das Aussehen eines flachen Tellerchens. Beide Kronen, obere und untere, sind vorhanden. Die Form der Strahlen, sowie die Größe der Alge zwingt sie der Art A. caraibica beizuzählen, wie sie von Solms beschrieben und Taf. I, Fig. 10 seiner Monographie abgebildet



Fig. 10. Acetabularia caraibica. Photographische Aufnahme. Nat. Größe.

worden ist. Diese Art ist von Kützing aufgestellt und in seinem Tabulae Phyc. im Bd. VI, Taf, 93 abgebildet worden. Indem wir die Zeichnungen Kützing's und Solms' vergleichen, finden wir einen großen Unterschied zwischen ihnen. Während Kützing die Strahlenenden seiner Acetabularia caraibica als abgerundet und mit Ausbuchtungen versehen darstellt, stellt sie Solms als flach dar, mit kleinen Dornen oder Höckern in der Mitte. Mit A. caraibica zusammen beschreibt Solms eine andere Acetabularia — Acetabularia dentata, welche durch kleineren Wuchs und stark zugespitzte Strahlenenden ausgezeichnet ist (Fig. 11 der Monogr. Solms).

Solms schreibt beiden Arten dieselbe geographische Verbreitung zu, außerdem beobachtete er bei A. dentata keine Sporen. Mein ziem-

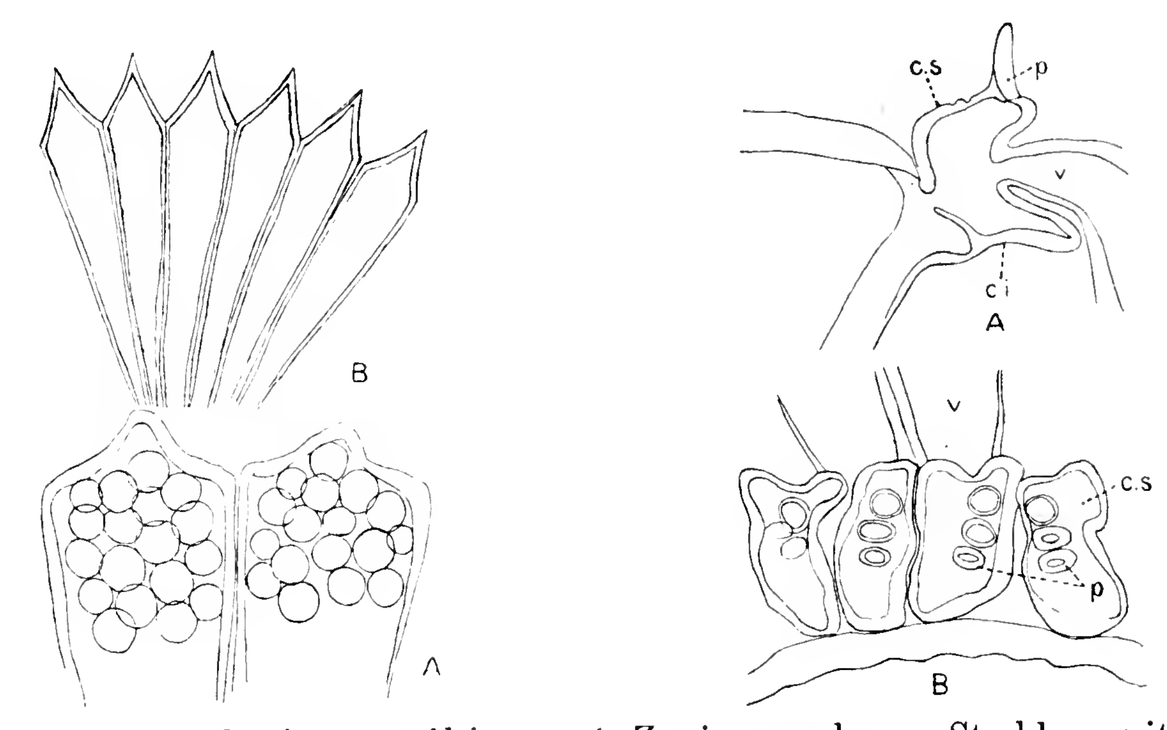


Fig. 11. Acetabularia caraibica. *A* Zwei erwachsene Strahlen mit Sporen. *B* Junge Strahlen, A. dentata gleichend.

Fig. 12. Acetabularia caraibica. *A* Längsschnits durch die beiden Coronae; *cs* corona superior, *ci* corona inferior, *p* Zähnchen „Pili". *B* Corona superior mit Pilen, von oben gesehen; *r* Strahlradius.

lich reichhaltiges Material zeigt, daß die Strahlenform kein unbedingtes Kriterium zur Unterscheidung der Acetabularia-Arten gibt. Textfig. 11 *B* der vorliegenden Arbeit, die jungen Exemplaren von A. caraibica entnommen ist, entspricht vollkommen der Abbildung Solms von A. dentata; die Zeichnung der mehr erwachsenen Alge, deren Strahlen schon mit Sporen gefüllt sind (Textfig. 11 *A*), entspricht der Abbildung von A. caraibica bei Solms. Doch weder die Zeichnung Solms' noch meine eigene geben das Bild Kützing's wieder, der die beschriebene Art aufstellte. Jetzt wird begreiflich, warum Solms nicht die Sporen von A. dentata beschreibt, da sie doch nur als Jugendform von A. caraibica gelten kann; dafür spricht ja auch ihre gemeinsame geographische Verbreitung. Die

obere Krone — Corona superior — der A. caraibica muß als entscheidendes Merkmal bei der Bestimmung der Art gelten, doch die Abbildungen Kützing's sind allzu schematisch und aus ihnen kann man keine Schlüsse über den Charakter der Krone ableiten; ebenso unbrauchbat sind die neuesten Figuren, die Mlle. Vickers herausgab. Solms-Laubach bildet die Krone dieser Art nicht ab, sagt aber, daß sie mit drei in einer Reihe liegenden Dornen versehen ist — „pilis ternis uniseriatis, für A. dentata nur zwei Dorne jedoch angibt, auch „pilis binis uniseriatis" liegend. Die Anzahl der Zähne, welche bei Solms ein wichtiges Unterscheidungsmerkmal ist, ist aber ziemlich schwer zu bestimmen. Durch den Thallus von A. caraibica geführte Schnitte zeigen am öftesten einen Dorn, wie aus Textfig. 12 *A* zu sehen ist, wo *c. s.* die obere Krone vorstellt, *c. i.* die untere, *r* die Strahlen, *p.* den Dorn. Nur eine aufmerksame Nachforschung deckt zwei kleine Grübchen auf, welche dem inneren Teile des Schirms zugekehrt sind. Auf gelungenen Präparaten kann man bei einem Blick von oben auf die Krone dreier in einer Reihe gelegenen Dörnchen gewahr werden, welche sich als doppelkonturierte Kreise darbieten. Wenn man die Fähigkeit der Dörnchen (namentlich des inneren, wenig ausgebildeten) leicht abzufallen, ins Auge faßt, so wird auch dieses Unterscheidungsmerkmal schwankend. Auch die Angaben Marshall A. Howe's, der bei A. pusilla 2—3 Dörnchen und bei A. polyphysoides sogar 5—12 derselben fand, sprechen für eine gleiche Anschauung. Also muß A. dentata aus der Artenliste der Acetabularien ausgeschlossen werden, als Jugendform der Art A. caraibica Kütz.

Die allgemeine Beschreibung dieser Acetabularia ist oben gegeben, jetzt erübrigt es noch einige Details hinzuzufügen. Die Schirmstrahlen der jungen Exemplare sind mit lebendem Inhalte gefüllt, welches aus wandständigem Protoplasma und einer großen Zellsaftvakuole besteht. Das Protoplasma enthält zahlreiche diskusartige Chromatophoren, welche Stärke ausarbeiten und zwischen ihnen kann man an gefärbten Präparaten die Kerne unterscheiden. Ihre Größe schwankt um 5 μ und das erste was ins Auge fällt sind ihre Nukleolen und homogener Inhalt. Die Zellkerne stehen ziemlich von einander ab, etwa 300 μ weit, so daß auf einem Längsschnitt durch den Strahl man im ganzen nur 4—5 Kerne findet. Im ganzen kann man in einem Strahle nicht mehr als 100—200 Kerne zählen. Neben den Kernen liegen gewisse kugelförmige Körperchen, welche auffallend leicht Farbstoffe an sich ziehen. Vielleicht daß wir es mit den metachromatischen Körperchen zu tun haben, welche neulich Nadson beschrieb bei Vaucheria und bei zahlreichen Pilzen. Außer den Chromatophoren und Zellkernen enthielt das wandständige

Protoplasma ziemlich zahlreiche Eiweiskristalle. Die Hohlräume der Strahlen sind von Zellsaft erfüllt, in dem massenweise Inulin vorkommt, (ausführlich durch Leitgeb bei Acetabularia mediterrannea studiert). Durch Einwirken von Alkohol kristallisiert der Inulin einmal als viele kleine, ein anderesmal als vereinzelte große Sphaerokristalle.

Nach Erreichung einer bestimmten Größe beginnt die Vermehrung der A. caraibica, indem in jedem Strahl je 100 oder noch mehr Sporen gebildet werden (Textfig. 13). Die Größe der Spore beträgt ungefähr 100 μ nach beiden Durchmessern gemessen. Die Spore ist kugelrund. Sie wird von einer dichten Membran eingeschlossen, welche gewöhnlich in zwei Schichten zerfällt. Wie bei den übrigen Arten, öffnet sich auch die vorliegende mittels eines Deckels. Die ersten Stadien der Absonderung der Sporen im Strahl konnte ich nicht beobachten und die jüngsten bei mir vorhandenen Stadien zeigenschon fertige Sporen, doch von weit größerem Durchmesser und mit dünner Zellwand. In solchen Sporen waren leicht zu erkennen diskusartige Chromatophoren und große Sphaerokristalle von Inulin. Diesem Stadium folgt das einer Zusammenpressung der Spore, wodurch überflüssiger Zellsaft entfernt wird und die Ausbildung einer festen Membran. Der innere Bau erscheint weniger deutlich und auffallend nur auf Mikrotomschnitten.

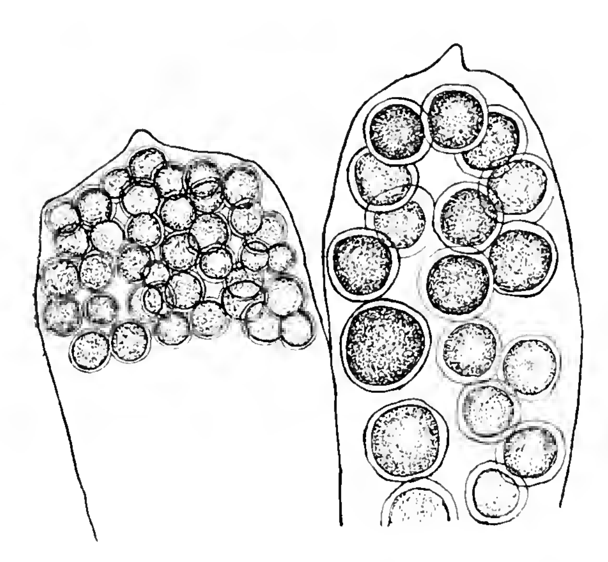


Fig. 13. Acetabularia caraibica. Zwei Strahlen mit ungleichen Sporen.

Interessant ist das Schicksal der Kerne. Die in den vegetativen Protoplasten der Strahlen so deutlichen Kerne verschwinden in den Sporen.. Wenn die Kerne, wie oben gesagt, weit von einander abstehen, so kann man schon deshalb keine große Anzahl von Sporen in den Kernen erwarten. Es ist möglich, daß die Sporen zuerst ein-, später aber mehrkernig erscheinen. Doch auch in der mehrkernigen Spore fällt es schwer, die Zellkerne aufzufinden. Sie weisen keine bestimmte Struktur auf, sondern erscheinen als homogene Platten, welche gleichmäßig mit Eisenhämatoxylin gefärbte Flecke auf farblosem Grunde des Protoplasten darstellen. Deshalb kann ich diese Platten nicht für wirkliche Kerne halten, weder bei A. caraibica auf Grund eigener Präparate, noch bei A. mediterrannea auf Grund der Zeichnung Dr. Gruber's, welche in das bekannte Handbuch Oltmanns' aufgenommen ist. Zuweilen hatte ich es mit Sporen ungleicher Größe in demselben Schirm von A. caraibica zu tun.

Textfig. 13 stellt zwei Strahlen dar, welche mit Sporen gefüllt sind. In dem einen sind die Sporen von gewöhnlicher Größe, 100 μ im Durchmesser, im anderen sind sie doppelt so groß, nämlich 210 μ breit. Diese Beobachtung zeigt, daß die Größe der Sporen als systematisches Merkmal nur nach der Bekanntschaft mit einer großen Menge von Fällen aufgestellt werden darf. In einigen ausschließlichen Fällen wird die Sporenentwicklung auf jüngeren Stadien zurückgehalten, so daß, bevor der Protoplast in die Sporen zerfällt, er schon von festen Membranen eingeschlossen erscheint.

Acetabularia pusilla Howe forma Solmsii.

Diese neue Form (Textfig. 14, 15) sammelte ich an den Felsen des kleinen Archipel Mariri, des östlichen Vorposten der Aruanischen Inseln. Am nächsten steht dieser Art der vom Grafen Solms beschriebenen

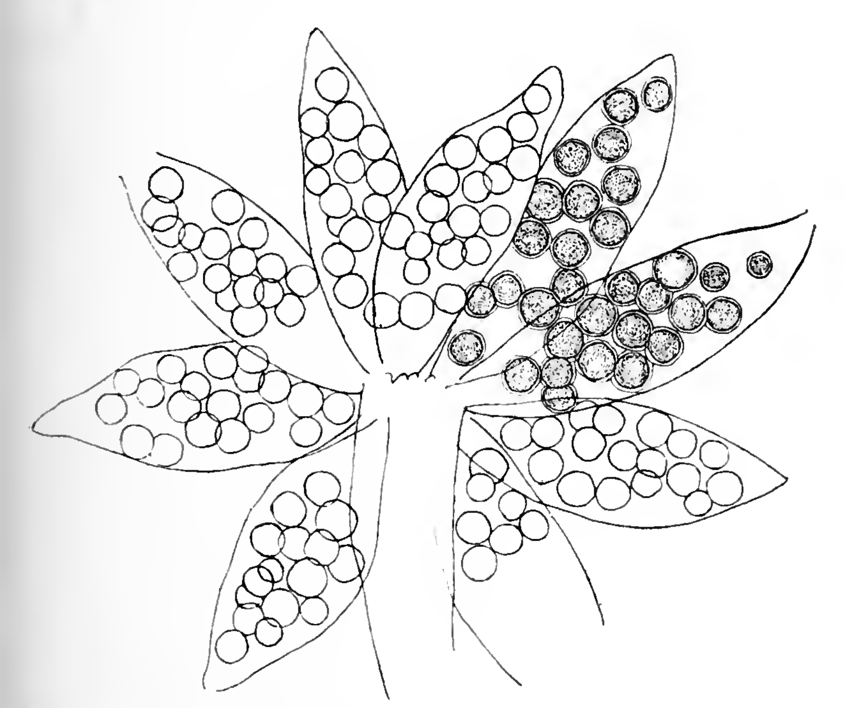


Fig. 14. Acetabularia pusilla. Ein Schirm mit Sporen von der Seite.

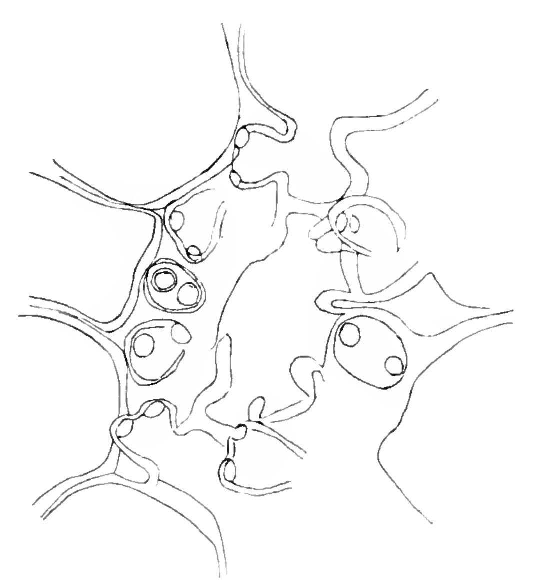


Fig. 15. Acetabularia pusilla. Corona superior mit je zwei Zähnchen (pilis binis uniseriatis).

Acetabularia (Polyphysa) exigua Solms, doch unterscheidet sich von ihr durch eine Reihe von Merkmalen namentlich durch die Dorne der Krone und die Größe ihrer Zähne. Neulich ist eine ähnliche Form durch den amerikanischen Algologen Marshall A. Howe unter dem Namen Acetabulum pusillum sp. n. von den Antillen und Bahama-Inseln beschrieben worden. Die östliche Form, die ich fand, unterscheidet sich von der westlichen durch unwesentliche Merkmale. Die Zahl der Strahlen ist kleiner bei der östlichen und schwankt zwischen 8—9, während die westliche für gewöhnlich 11—15 Strahlen trägt. Die Zahl der Sporen weist auch Verschiedenheiten auf. Bei der westlichen Form findet man im Sporangium (Strahl) 15—60 Sporen; in meinen Exemplaren fand ich nicht mehr

als 20 pro Sporangium. Die Größe der Sporen bei der westlichen Alge übertraf kaum 62—82 μ, bei der östlichen meistens 70 μ zuweilen auch 90 μ (Textfig. 14). Vielleicht kann man die östliche Form als lokale geographische Rasse gelten lassen, oder als besondere Form der Art. Die von mir gesammelte Alge war 3,5 mm hoch, der Durchmesser des Schirmes war 2 mm gleich, die Zahl der Strahlen 8—9. Der Mangel einer unteren Krone ist für diese Acetabularia charakteristisch, als eine Art, die zur Abteilung Polyphysa gehört. Die obere Krone trägt Zähne, welche 36 μ lang und ebenso breit sind und trägt je zwei Zähne, welche in eine Reihe angeordnet sind (uniseriatis) (Textfig. 15). Die Zahl der Sporen ist 20. Der Durchmesser ungefähr 80—90 μ. Ebenso wie A. caraibica und A. pusilla verändert auch diese Alge die Umrisse der Schirmstrahlen während ihrer Entwicklung. Zuerst vollständig abgestumpft, spitzen sie sich allmählich zu und nehmen die charakteristische, in Fig. 18 abgebildete Gestalt an.

Der Bau der Zelle der vorliegenden Acetabularia stimmt mit dem bereits bei A. caraibica beschriebenen zusammen. Nur die Inulinkristalle konnte ich weder bei dieser Form, noch bei der unten beschriebenen A. parvula entdecken. Wahrscheinlich bildet sich bei der Polyphysa-Abteilung kein Inulin.

Acetabularia parvula Solms.

Die dritte Acetabularia-Art — A. parvula — die ich im Aruanischen Archipel sammelte, muß der vom Grafen Solms unter dem Namen A. (Polyphysa) parvula Solms beschriebenen hinzugerechnet werden. Ich möchte die Beschreibung Solms' durch einige Details ergänzen, um so mehr, als ich Sporen fand, welche früher für diese Art unbekannt waren. Der Beschreibung und Zeichnung Solms gemäß sind die Strahlen dieser Acetabularia frei und miteinander durch Kalkzement verbunden, welcher besonders kräftig an den Seiten der Strahlen entwickelt ist und weniger an ihrer Unter- und Oberseite. Meine Exemplare, die durch Flemming'sches Gemisch fixiert waren, waren vollkommen von Kalk frei, wie aus beiliegender Zeichnung zu sehen ist (Textfig. 20 *A*). Die Höhe des Schirmes kommt gleich 2—2,5 mm, seine Breite übertrifft auch nicht 2,5 mm. Die Länge der Strahlen, deren Zahl an meinen Exemplaren kaum 14 übertraf, ist 0,6—0,7 mm, deren Breite schwankt zwischen 0,08—0,3 mm. Die Srahlen haben eine keilförmige Gestalt, die allmählich enger wird beim Übergange des Strahles zur Krone. An einigen Strahlen, nämlich an ihren äußeren Spitzen, bilden sich kleine Vertiefungen, an anderen dagegen kaum merkliche Dörnchen.

Längs- und Flächenschnitte durch die Schirme dieser Acetabularia erlauben einen Blick auf den Bau der Krone zu werfen, deren Zähne nicht verwachsen sind und je 3 Dörnchen tragen, von denen zwei (Textfig. 16 *B*) aneinandergereiht an der äußeren Seite der Zähne der Krone stehen und eins an der inneren Seite derselben. Selbstverständlich können an Längsschnitten zu gleicher Zeit nur 2 Zähne bemerkt werden, wovon einer der äußere, der andere der innere ist. Die Sporen haben eine rundliche Form. In jedem Strahle findet man deren 6—14, wobei ihre Größe zwischen 64 und 96—100 μ schwankt. Der Sporenbau ist bei allen Arten der Acetabularien derselbe. Diese Form zeigt einen völligen Mangel an Sphaerokristallen. (Vgl. sie mit der vorhergehenden.)

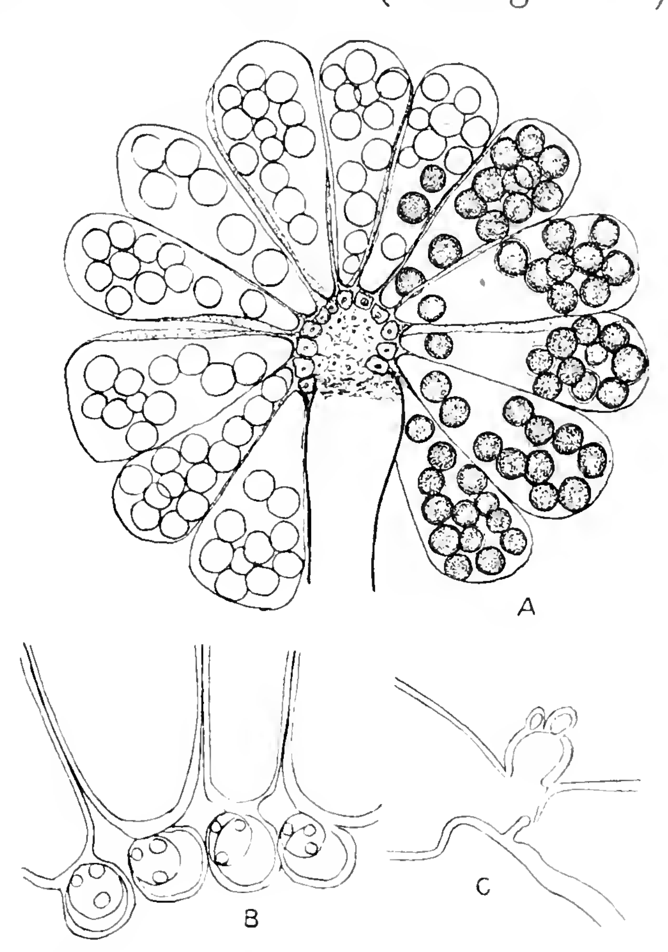


Fig. 16. Acetabularia parvula. *A* Ein Schirm mit Sporen von oben. *B* Corona mit Zähnchen von oben. *C* Corona im Längsschnitt mit zwei Zähnchen.

Am Ende dieser Schrift führe ich eine Liste der Dasycladaceae an, welche ich in den Meeren des Malayischen Archipels antraf:

Bornetella oligospora Solms,
Bornetella capitata J. G. Agard. f. brevistylis,
Neomeris dumetosa Zamouroux,
Acetabularia caraibica Kütz.,
Acetabularia pusilla Howe f. Solmsii,
Acetabularia parvula Solms.

Charkow, Mai 1911 (Botanisches Institut).

Studien über die Resupination von Blättern.

Von **F. W. Neger** (Tharandt).

(Mit 10 Abbildungen im Text.)

Daß ein flächenförmiges Assimilationsorgan eine der normalen entgegengesetzte — inverse — Stellung annimmt, ist eine häufige und bekannte Erscheinung. Am auffallendsten ist sie bei den Blättern gewisser Alstroemeria- und Bomarea-Arten, bei den Nadeln der Picea-Arten aus der Sektion Omorica, bei Allium ursinum, sowie bei vielen Gräsern und grasähnlichen Pflanzen.

Czapek[1]), welcher die Ursachen der Resupination der Alstroemeria-Blätter auf experimentellem Wege zu ermittelm suchte, kam zu dem Resultat, daß dieselbe durch das Licht bedingt sei und fand somit eine Bestätigung des schon von Schwendener und Krabbe[2]) aufgestellten Gesetzes, nach welchem als wesentliche Ursache der Torsionen von Laubblättern das Licht angesehen sei.

Durch ein vergleichendes Studium verschiedener Alstroemeria-Arten sah sich Czapek zu der Annahme gezwungen, daß die verkehrt orientierten Blätter der Alstroemerien im Laufe der phylogenetischen Entwicklung aus vertikalflächigen, d. h. in Profilstellung befindlichen paraphototropen Laubblättern hervorgegangen seien.

Diese Stellung, die als Schutz gegen zu intensive Besonnung und Transpiration diente, wandelte sich bei veränderten äußeren Verhältnissen wieder in eine Flächenstellung um, aber nicht durch Rückgängigmachung der Drehung um 90°, sondern durch Weiterdrehen um 90°.

Daß eine begonnene Torsion stets im angefangenen Sinne weitergeht und nicht etwa durch eine rückläufige aufgehoben wird, wenn sich aus irgend einem Grund eine weitere Umkehrung der Blattfläche als notwendig erweist, zeigte der von Czapek beschriebene Versuch (l. c. pag. 435), bei welchem eine Torsion um 360° beobachtet wurde. Ich fand, wie weiter unten gezeigt werden soll, bei Gräsern Torsionen von $2 \times 360°$ und mehr.

---

1) Studien über die Wirkung äußerer Reizkräfte auf die Pflanzengestalt. I. (Flora 1898, pag. 424—438).

2) Unters. über die Orientierungstorsionen der Blätter und Blüten (Abh. k. Ak. Wiss., Berlin 1892).

Czapek hebt in seiner Arbeit besonders hervor, daß nicht jede inverse Orientierung notwendig auf die gleichen Ursachen zurückzuführen sei und warnt mit Recht vor Verallgemeinerung der bei einzelnen Pflanzen gefundenen Resultate.

Auch Goebel meint (Organographie, pag. 496), daß die Umkehrung der Blattfläche in verschiedenen Gruppen auf verschiedenem Wege vor sich ging. Bei den einheimischen Gräsern stellt sich Goebel den Vorgang etwa folgendermaßen vor: Wenn xerophile Formen mit Rollblättern, deren Unterseite die Struktur der Oberseite annahm — Beschränkung der Spaltöffnungen auf die Oberseite — sich wieder feuchteren Standorten anpaßten, so konnte die eingeleitete Strukturänderung nicht rückgängig gemacht werden, wohl aber wird das Blatt wieder flach und führt nun die Resupinationsbewegung aus, wodurch die spaltöffnungsfreie Unterseite nach oben zu liegen kommt und umgekehrt[1]).

Diese Auffassung hat viel für sich und klingt sehr plausibel. Zu ihrer Stütze könnte noch angeführt werden, daß viele der hierher gehörigen Gräser, namentlich Schattenpflanzen, noch mehr oder weniger wohl entwickelt jene gelenkartigen Zellen — Entfaltungszellen — besitzen, auf deren Kontraktion die Einrollung der Blattspreite beruht, sowie ferner, daß bei großer Trockenheit diese Einrollung in der Tat noch erfolgt, wie bei Poa nemoralis, Melica nutans u. a. leicht beobachtet werden kann.

Nach Goebel ist also die Bedeutung der Resupination der Grasblätter in einer Regulierung der Transpirationstätigkeit zu suchen.

Dies wäre die finale Seite der Erscheinung. Über den kausalen Zusammenhang spricht sich Goebel nicht aus.

Er hebt nur noch hervor: „daß die unteren, zudem kleineren — in feuchterer Umgebung lebenden Blätter sich an der Resupination nicht beteiligen, ist biologisch leicht verständlich“. Demnach mußte angenommen werden, daß der Feuchtigkeitsreiz allein schon genüge, die Resupinationskrümmung auszulösen. Ich möchte hierzu bemerken, daß bei gewissen Gräsern (wie Milium effusum a. u.) nicht nur die untersten, sondern auch die obersten Blätter, die gleichfalls kleiner sind als die mittleren — häufig an der Resupination nicht teilnehmen. Diese hätten aber — wenn die Goebel'sche Auffassung zu Recht bestände — alle Ursache, kräftig

1) Vergleiche auch die hiermit im wesentlichen sich deckende Deutung von Alex. Braun (Sitzungsber. Ges. Naturf. Freunde Berlin 1870) und von Duval-Jouve (Bull. Soc. Bot. France 1871). Gleichfalls mit der Transpirationsregelung — wenn auch in anderem Sinn — brachte Raunkiaer die Resupination der Grasblätter in Beziehung (De Danske blomster-planters Naturhistorie I, Kopenhagen 1895—1899).

zu resupinieren, da sie am meisten der Gefahr übermäßiger Transpiration ausgesetzt sind. Ich werde übrigens auf diesen Punkt später noch näher zurückkommen.

Auch für die Gräser und grasähnliche Pflanzen gilt, was Goebel von den Pflanzen mit resupinierenden Blättern überhaupt sagt: Die Erscheinung ist vielgestaltig und kann nicht in allen Fällen auf die gleiche Formel und auch nicht auf die gleiche Ursache zurückgeführt werden. Dies zu zeigen ist der Zweck der nachfolgenden Betrachtungen.

I. Beobachtungen und Versuche.

Bei näherer Untersuchung ergibt sich leicht, daß die Resupination der Grasblätter usw. streng genommen in mehrere verschiedene Typen zerfällt, welche unter Umständen allerdings derart gemischt auftreten, daß sie unmerklich in einander übergehen. Die Inversstellung kann derart sein, daß damit keine Änderung im Raum verbunden ist; sie kommt dann dadurch zustande, daß die Basis des Blattes um (1—n) 180° gedreht ist. Hier kann dann ähnlich wie bei Alstroemeria von einer Torsion der Blattbasis die Rede sein. Nur für diese Art von Inversstellung möchte ich im folgenden die Bezeichnung „Resupination“ anwenden.

Je nach dem Grad der Torsion kann ferner von einfacher oder mehrfacher Resupination gesprochen werden. Sehr verbreitet ist die erstere, z. B. Milium effusum, Calamagrostis arundinacea, Lolium perenne, Triticum caninum, Festuca silvatica und viele andere. Weniger verbreitet ist die mehrfache Resupination; ich sah sie z. B. bei Triticum repens, Arrhenatherum elatius, zuweilen auch an sterilen Sprossen von Lolium perenne und Aira caespitosa. Der höchste Grad von Torsion, welchen ich beobachtete, betrug $5 \times 180^0 = 900^0$.

Die Inversstellung der Blattfläche kann aber noch auf anderem Wege erreicht werden, nämlich einfach dadurch, daß das Blatt nach der der Ansatzstelle entgegengesetzten Seite „überschlägt“. In diesem Falle ist die Inversstellung gleichzeitig mit einer Änderung der Lage im Raum verbunden. Eine Torsion der Blattbasis kommt in diesem Falle nicht zustande.

Nur dann, wenn ein Blatt derart übergeschlagen ist, daß es mit der Normalstellung in der Horizontalfläche einen Winkel von mehr oder weniger 90° bildet, erleidet die Blattbasis eine schwache Torsion.

Für alle jene Inversstellungen, welche gleichzeitig mit einer Änderung der Lage im Raum verbunden sind, möchte ich die Bezeichnung „Überschlagen“ angewandt wissen.

Allerdings können normalerweise resupinierende Blätter, wenn sie aus irgend einem Grunde ihre ursprüngliche Lage im Raum verlassen (z. B. bei einseitiger Beleuchtung) gleichfalls die übergeschlagene Stellung annehmen.

Es ist deshalb, wenn wir an einem Gras die „übergeschlagene" Blattstellung wahrnehmen, nicht ohne weiteres möglich zu entscheiden, ob hier Resupination mit im Spiel ist oder nicht.

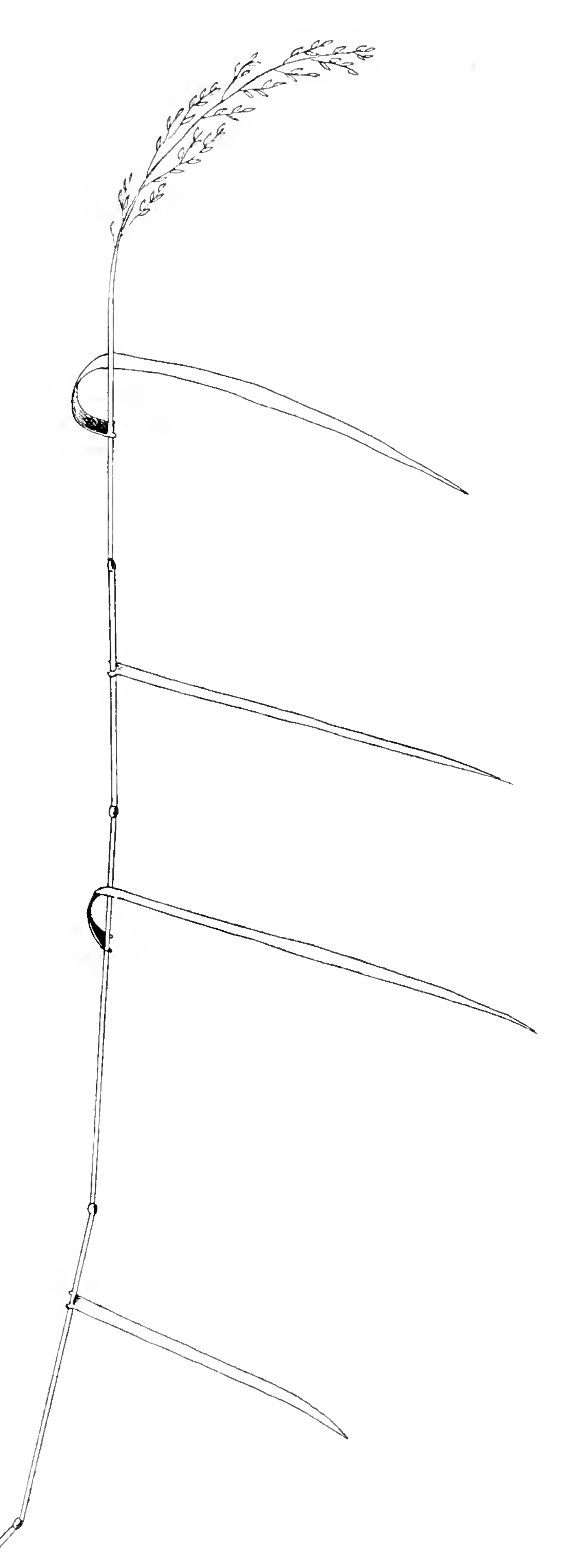


Fig. 1. Poa nemoralis, bei einseitiger Beleuchtung. Die Blätter der linken Seite sind nach rechts (Lichtseite) übergeschlagen.

Poa nemoralis und Milium effusum.

Diese beiden Schattengräser zeigen eine Erscheinung, welche für den Habitus derselben geradezu charakteristisch ist. Sie tritt bei einseitiger Belichtung am deutlichsten zutage und besteht in der fast vollkommenen Parallelstellung sämtlicher Blätter eines Rasens. Man möchte fast sagen, die Blätter stehen in Reih und Glied wie die Soldaten eines Truppenteils.

Bei Poa nemoralis kommt die Stellung dadurch zustande, daß die an der Lichtseite des Halmes entspringenden Blätter schräg abstehen, und sich annähernd senkrecht zur Richtung des stärksten diffusen Lichtes stellen, d. h. sie nehmen die fixe Lichtlage ein, während die an der Schattenseite entspringenden Blätter nach der Lichtseite überschlagen und dabei die morphologische Oberseite nach unten wenden. Alle jene Blätter endlich, welche zwischen der Licht- und Schattenseite des Halmes entspringen, vollführen an der Basis eine halbe Drehung nach rechts

oder links, so daß sie sich den anderen Blättern annähernd parallel stellen.

Die vorderen nicht übergeschlagenen Blätter behalten in der Regel ihre normale Lage bei (Oberseite nach oben), nur selten resupinieren sie schwach, oder sie rollen sich — bei großer Trockenheit — nach oben ein (Fig. 1).

Fig. 2. Poa nemoralis, bei Beleuchtung von oben. Die Blätter sind weder resupiniert noch übergeschlagen.

Sehr ähnlich ist das Bild bei Milium effusum, nur daß hier auch die an der Lichtseite entspringenden Blätter deutlich resupiniert sind (mit Ausnahme des obersten Blattes, welches, wie oben erwähnt worden war, häufig die normale Lage beibehält).

Wer einseitig beleuchtete Rasen von Milium effusum und Poa nemoralis mit einander vergleicht, der muß den Eindruck gewinnen, als ob hier die gleichen Kräfte wirksam seien, d. h. daß bei beiden Pflanzen die Inversstellung durch die einseitige Beleuchtung veranlaßt sei.

Daß wir es aber doch mit ganz verschiedenen Erscheinungen zu tun haben, das zeigt ein einfacher Kulturversuch.

Wenn die beiden genannten Pflanzen so kultiviert werden, daß sie das Licht von oben empfangen, so ist das Bild ein ganz verschiedenes.

Bei Poa nemoralis behalten die Blätter ihre normale Stellung bei — Oberseite nach oben — ein Überschlagen kommt nicht zustande, schwache Resupination nur selten (Fig. 2).

Bei Milium effusum sind sämtliche Blätter mehr oder weniger deutlich resupiniert oder übergeschlagen, jedenfalls so orientiert, daß die morphologische Oberseite zur Unterseite wird, und zwar, da das Licht von oben kommt, nicht nach einer Seite gewendet, sondern nach allen Seiten der Windrose.

Das Überschlagen der Blätter steht demnach bei Poa nemoralis nur im Dienste des Lichtgenusses, es unterbleibt bei ausschließlich von oben kommender Beleuchtung. Bei Milium effusum erfolgt Überschlagen bzw. Resupination unter allen Umständen, auch bei Beleuchtung von oben. Bei seitlicher Beleuchtung allerdings wird die Richtung der übergeschlagenen Blätter durch das Licht bestimmt, so daß ein ähnliches Bild entsteht, wie bei Poa nemoralis im Seitenlicht.

Ähnlich wie Milium effusum verhalten sich zahlreiche andere Schattengräser, wie Melica nutans, Calamagrostis arundinacea, Festuca silvatica, Brachypodium silvaticum, Triticum caninum a. u., während das Beispiel von Poa nemoralis — meines Wissens — nur von wenigen anderen Gräsern, ziemlich deutlich von Agrostis vulgaris, befolgt wird.

Das Überschlagen der Blätter von Poa nemoralis.

Es liegt nahe, sich die Frage vorzulegen, in welcher Weise der genannte Vorgang zustande kommt. Denkbar wäre zunächst, daß, da die Halme meist dem Licht zugeneigt ,also schief stehen, das Überschlagen einzig und allein eine Folge der Schwere der Blätter sei, oder aber es könnte durch eine aktive Krümmung, etwa hyponastisches Wachstum der Blattbasis, veranlaßt sein.

Um diese Frage zu entscheiden, wurden folgende Versuche angestellt; isolierte Pflanzen von Poa nemoralis wurden unter verschiedenen Bedingungen erzogen:

a) bei einseitiger Beleuchtung derart, daß der Halm durch eine besondere Vorrichtung (Faden über feste Rolle, am einen Ende befestigt, am anderen beschwert) dauernd in vertikaler Lage gehalten wurde;

b) bei einseitiger Beleuchtung derart, daß der Halm gleichfalls künstlich festgehalten wurde, aber schräg, vom Lichte abgewendet.

Der Erfolg der beiden Versuche war folgender:

bei a) erfolgte eine schwache lichtwärts gerichtete Krümmung der an der Schattenseite entspringenden Blätter; ein Überschlagen nach der Lichtseite kam aber nicht zustande;

bei b) machten die an der Schattenseite befindlichen Blätter gleichfalls Anstrengungen nach der Lichtseite hinüberzuschlagen, ohne indessen dieses Ziel zu erreichen. Die Blätter der Lichtseite fielen vermöge ihrer Schwere an dem schief gehaltenen Halm nach der Schattenseite über, zeigten aber unverkennbar das Bestreben, durch eine entgegengesetzte Krümmung aus dieser für sie so wenig vorteilhaften Lichtlage herauszukommen.

Diese Versuche beweisen, daß bei Poa nemoralis aktive Wachstumskrümmungen zwar vorhanden sind, aber in der Regel nicht ausreichen, um das Überschlagen der Blätter nach der Lichtseite zu bewirken. Sehr wesentlichen Anteil hat daran offenbar das Gewicht der Blätter selbst. Diese Auffassung wird durch folgenden weiteren Versuch noch bestätigt.

Eine Pflanze von Poa nemoralis wurde bei Beleuchtung von oben in streng vertikaler Stellung gehalten; dann wurden einige der jungen, noch im Wachstum begriffenen Blätter künstlich übergeschlagen und in dieser Lage festgehalten, indem an der Spitze der Blätter kleine Gewichte befestigt wurden.

In der ersten Zeit kehrten bei Entfernung der Gewichte die Blätter sehr leicht in ihre natürliche Lage zurück. Nach einigen Wochen war die Sachlage umgekehrt. Bei Wegnahme der Gewichte verharrten die betreffenden Blätter in der übergeschlagenen Stellung und in die natürliche Lage gebracht kehrten sie von selbst in die inverse zurück.

Offenbar hatte die Belastung eine Dehnung der Gewebe der morphologischen Unterseite bewirkt, auf welche diese durch gefördertes Längenwachstum — hyponastisches Wachstum — reagierte.

Unter normalen Verhältnissen — d. h. an einem schattigen Standort — ist das Überschlagen der Blätter die einzige Art der Inversstellung, welche bei Poa nemoralis zu beobachten ist, eine eigentliche Resupination — in dem oben definierten Sinne — kommt in der Regel nicht vor.

Bei sehr starker Austrocknung rollen sich einige Blätter nach oben ein, wie schon früher erwähnt.

Für Poa nemoralis ist es offenbar — bei nicht zu intensiver Besonnung — gleichgültig, welche Blattseite nach oben gewendet ist. Die morphologische Oberseite ist reich an Spaltöffnungen, aber durch einen dichten Wachsüberzug geschützt, die morphologische Unterseite — welche

bei übergeschlagenen Blättern Oberseite wird — ist grün, glänzend und arm an Spaltöffnungen.

Immerhin scheint die letztere die gegen Transpirationsverlust besser geschützte Seite zu sein. Denn in vorgeschrittener Jahreszeit macht sich zwischen den übergeschlagenen und den nicht übergeschlagenen Blättern ein auffallender Unterschied bemerkbar. Erstere verharren unverändert in ihrer Lage, bei letzteren macht sich eine gewisse Neigung zur Profilstellung bemerkbar, allerdings ist es nur der vorderste Teil des Blattes, der hiervon betroffen wird; selten kommt eine Torsion um 180° zustande.

In diesem Falle darf also wohl mit einiger Sicherheit angenommen werden, daß die zuweilen in Resupination sich steigernde Profilstellung dem Transpirationsschutz diene; denn jene Blätter, welche sich infolge des Überschlagens schon in der Inversstellung befinden, beteiligen sich nicht an der Drehung.

Eine auffallende Beziehung zu Poa nemoralis zeigt nun eine zwar nicht zu den Gramineen gehörige, diesen aber habituell ähnliche Pflanze, nämlich Luzula albida, nur daß hier gerade die übergeschlagenen Blätter noch nachträglich resupinieren.

Die Blattresupination von Luzula albida.

Diese mit Vorliebe an Böschungen und Waldrändern wachsende Pflanze nimmt sehr häufig eine geneigte Stellung an, wobei das Gewicht des Blütenstandes und die einseitige Beleuchtung in gleicher Weise beteiligt sein mögen.

Die an der Lichtseite entspringenden Blätter (ich bezeichne sie kurz als die vorderen), sind annähernd flach ausgebreitet und nur mit der Spitze nach unten gebogen, aber fast nie resupiniert. Die an beiden Flanken stehenden (seitlichen) Blätter sind an der Basis mehr oder weniger gedreht, je nachdem die Richtung ihrer Längenausdehnung von der Einfallsrichtung des stärksten diffusen Lichtes abweicht. Durch diese Torsion stellen sich die Flankenblätter annähernd parallel zu den vorderen Blättern. Endlich, die an der Schattenseite des Halmes entstehenden (hinteren) Blätter sind bei starker Neigung des letzteren nach vorn übergeschlagen; freilich sind es meist nur wenige, höchstens 2—3 Blätter, welche diese Lage einnehmen.

Das Überschlagen hat zur Folge, daß die Oberseite der Erde zugewendet wird und umgekehrt, und diese unnatürliche Stellung wird durch eine nachträglich sich einstellende Resupination wieder aufgehoben (Fig. 3)[1].

---

1) Bei Kirchner, Löw, Schröter, Lebensgesch. der Blütenpflanzen Mitteleuropas, Bd. I, Abt. 3, pag. 206 (1911), ist diese auffallende Erscheinung nicht erwähnt. Ähnlich wie L. albida verhält sich übrigens auch L. maxima.

Es herrschen demnach bei Luzula albida umgekehrte Verhältnisse als bei Poa nemoralis. Eine teilweise Erklärung findet dieses Verhalten in der Verteilung der Spaltöffnungen, welche bei Luzula albida umgekehrt ist als bei Poa nemoralis.

Die morphologische Oberseite der ersteren Pflanze entbehrt nämlich vollkommen der Spaltöffnungen, und entspricht daher ökologisch der zwar nicht spaltöffnungsfreien, aber doch spaltöffnungsarmen morphologischen Unterseite der Blätter von Poa nemoralis.

Welcher Faktor — ob Licht, Schwerkraft, Feuchtigkeitsreiz usw. — kausal die Resupination der übergeschlagenen Blätter von Luzula albida bedingt, ist damit keineswegs entschieden und bedarf noch der weiteren — nur auf experimentellem Wege zugänglichen — Aufklärung. Ich hoffe, darüber später berichten zu können.

Fig. 3. Luzula albida mit einem hinteren, übergeschlagenen und nachträglich resupinierten Blatt. (Morph. Oberseite gestreift, Unterseite dunkel.)

Die Resupination der Blätter bei Schattengräsern vom Typus des Milium effusum.

Es ist oben angeführt worden, daß eine große Anzahl von Waldgräsern in ähnlicher Weise wie Milium effusum, auch bei Beleuchtung von oben,

die gleiche Erscheinung zeigen, welche bei Poa nemoralis nur bei seitlicher Beleuchtung zutage tritt, nämlich daß die Blätter nach der der Ansatzstelle entgegengesetzten Seite überschlagen oder einfach, ohne die Stellung im Raum zu ändern, resupinieren.

Goebel meint, wie ich oben zitierte, daß hierdurch erreicht werden soll, daß die hauptsächlich Spaltöffnungen tragende Oberseite dem Boden zugewendet wird.

Es würde sich demnach um einen ökologisch gleichwertigen Vorgang handeln, wie bei der Resupination der übergeschlagenen Blätter der Luzula albida.

Dies würde voraussetzen, daß die diesen Gräsern eigentümliche Verteilung der Spaltöffnungen das Primäre, die Resupination das Sekundäre wäre. Daß bei Luzula albida die Resupination der übergeschlagenen Blätter in einem gewissen kausalen Zusammenhang steht mit dem deutlich dorsiventralen Bau der Lamina, dürfte kaum zu bezweifeln sein, denn es sind ja nur die übergeschlagenen Blätter, welche diese Torsion ausführen, während die anderen nicht übergeschlagenen unverändert bleiben.

Nicht so sicher bewiesen scheint mir dieser Zusammenhang bei den genannten Schattengräsern.

Sehen wir zunächst, welche Beziehung sich hier ergibt zwischen Resupination und Verteilung der Spaltöffnungen[1]).

Ich untersuchte eine größere Anzahl von Waldgräsern auf ihren anatomischen Bau, insbesondere auf die Menge der an Ober- und Unterseite auftretenden Spaltöffnungen und fand dabei folgendes:

Weitaus die meisten Gräser mit resupinierenden Blättern besitzen allerdings auf der morphologischen Oberseite (physiologischen Unterseite) viel mehr Spaltöffnungen als auf der entgegengesetzten Blattseite. Im einzelnen aber bestehen doch recht beträchtliche Unterschiede, wie aus folgender Zusammenstellung hervorgeht:

Spaltöffnungen auf der morphologischen Unterseite äußerst spärlich oder vollkommen fehlend: Triticum caninum, Melica nutans, Brachypodium silvaticum, Festuca gigantea, Festuca silvatica u. a.

Spaltöffnungen auf der morphologischen Unterseite einigermaßen zahlreich: Milium effusum, Calamagrostis arundinacea, Festuca elatior, Lolium perenne, Avena flavescens, Arrhenatherum elatius, Cynosurus cristatus, Poa nemoralis u. a.

1) Vergleiche auch Kirchner, Löw, Schröter, Lebensgeschichte usw., Bd. I, Abt. 2 (1908), pag. 65.

Bei den Arten der ersten Rubrik ist die Resupination allerdings sehr ausgeprägt. Bei den Arten der zweiten Aufzählung herrscht wenig Gesetzmäßigkeit. Milium effusum besitzt auf der morphologischen Unterseite verhältnismäßig viele Spaltöffnungen und resupiniert stets stark (ebenso Calamagrostis arundinacea) und Cynosurus cristatus, Poa nemoralis u. a., deren Verteilung der Spaltöffnungen sehr ähnlich ist, resupinieren oft nur undeutlich oder gar nicht. Ich habe den Eindruck, daß beide Erscheinungen — Resupination und Verteilung der Spaltöffnungen — nicht immer Hand in Hand gehen.

Er fragt sich übrigens, ob überhaupt ein Bedürfnis vorliegt, die Spaltöffnungen der Oberseite auf diese Weise — nämlich durch Resupination — zu schützen; mit anderen Worten, es kann bezweifelt werden, ob die Resupination dieser Gräser im Dienst des Transpirationsschutzes — wie Goebel meint — stehe.

Bei den meisten der hier in Betracht kommenden Gräsern nämlich sind die an der Oberseite der Blätter befindlichen Spaltöffnungen durch geschützte Lage in Rinnen, zwischen hervorragenden Riefen, die ganze Blattoberseite außerdem durch einen mächtigen Wachsüberzug ausgezeichnet. Unter diesen Umständen ist es vom Standpunkte des Transpirationsschutzes wohl — ziemlich gleichgültig, ob das Blatt resupiniert ist oder nicht. —

Goebel hat, wie oben schon bemerkt wurde, darauf hingewiesen, daß die unteren — kürzeren — Blätter der resupinierenden Waldgräser an der Resupination nicht teilnehmen, „was biologisch verständlich sei, da sie sich in einer feuchteren Umgebung befinden.“ Goebels Beobachtung ist dahin zu ergänzen, daß auch die obersten — gleichfalls kürzeren — Blätter blühender Halme an der Resupination nicht teilnehmen. Diese hätten es aber sehr nötig, zu resupinieren, wenn wirklich die Resupination im Dienst des Transpirationsschutzes stände. Andererseits ist hervorzuheben:

Wenn Milium effusum, Triticum caninum u. a. zwischen dichtem Unterholz von Himbeeren und anderen Waldsträuchern wachsen, so daß nur die obersten Teile der Halme frei hervorreagn, während etwa $^2/_3$ der Pflanzen vollkommen in tiefen Schatten gehüllt sind, so zeigen die unteren und mittleren Blätter genau die gleiche Resupination wie an vollkommen freistehenden Pflanzen, während nach Goebel's Auffassung diese „in einer feuchten Umgebung befindlichen Blätter“ von der Resupination ausgeschlossen sein müßten.

(Diese Beobachtung beweist gleichzeitig, daß das Licht als solches nicht der die Resupinationsdrehung auslösende Faktor sein kann.)

Die oben zitierte Beobachtung Goebels' bezieht sich übrigens nur auf die untersten (kürzeren), am blühenden Halm sitzenden Blätter. Denn die an sterilen Sprossen befindlichen Blätter lassen bei Melica nutans, Milium effusum, Triticum caninum, Calamagrostis arundinacea u. a. Schattengräsern die Resupination nie vermissen. Ja, noch mehr:



Fig. 4. Fünfmal gedrehtes Blatt eines steilen Sprosses von Aira caespitosa.

Gräser, wie Agrostis vulgaris, deren Stengelblätter nur wenig zur Resupination neigen, zeigen an sterilen dem Boden anliegenden Sprossen sehr deutliche Torsion, und gerade bei Aira caespitosa und Lolium perenne, deren „Halmblätter" oft nur undeutlich resupinieren, fand ich die stärksten bis jetzt überhaupt nachgewiesenen Torsionen (nämlich 4—5 × 180°), wenn ich die sterilen Sprossen daraufhin untersuchte (Fig. 4 u. 5).

Aus all dem geht hervor: Die feuchte Umgebung der unteren Blätter kann es nicht sein, welche das Ausbleiben der Resupination an unteren Stengelblättern veranlaßt.

Wenn feuchte Luft diesen Einfluß hätte, so müßten typisch resupinierende Gräser, wenn sie in einem mit Feuchtigkeit gesättigten Raum kultiviert werden, die Torsion vermissen lassen.

Ich zog einen ganzen Sommer hindurch Milium effusum, Calamagrostis arundinacea, Triticum caninum und Melica nutans unter großen Glasglocken, unter welchen der Feuchtigkeitsgehalt der Luft andauernd 80—100% betrug, schnitt die älteren Sprossen immer wieder zurück, so daß die jüngeren sich von Anfang an unter dem Einfluß gesättigter Feuchtigkeit entwickeln konnten. Das Resultat war bei allen das gleiche. Die Resupination trat unter allen Umständen



Fig. 5. Blatt von Lolium perenne aus Feuchtkultur (steriler Sproß) viermal resupiniert.

ein, ja sie war noch deutlicher und stärker als bei freiwachsenden Pflanzen. Auch die Beleuchtung hatte nur richtenden Einfluß. Bei Oberlicht waren die Blätter nach allen Richtungen der Windrose resupiniert, bei einseitiger Beleuchtung der Lichtseite zugewendet.

Wie erklärt sich nun der scheinbare Widerspruch, daß die unteren Stengelblätter der Schattengräser nicht resupinieren, die Blätter steriler Sprosse dagegen oft außerordentlich stark resupinieren? Den Schlüssel zur Lösung dieses Rätsels scheint mir wieder Poa nemoralis zu geben.

Dieses Gras zeigt bei extremer Feuchtkultur im Oberlicht ein ganz anderes Verhalten als im Freien, oder bei Kultur in mäßig trockener

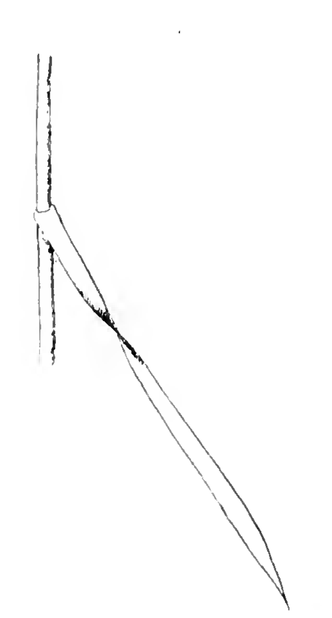


Fig. 6. Blatt von Poa nemoralis in Feuchtkultur, stark resupiniert.



Fig. 6 *a*. Junge Gerstenpflanze in feuchter Luft gezogen mit mehrfach resupinierten Blättern; linkes Blatt einmal, das mittlere Blatt zweimal, das rechte Blatt dreimal resupiniert.

Luft. Während es in der Natur an schattigen Standorten nicht oder nur selten, und dann meist nur mit dem oberen Teil des Blattes resupiniert, zeigt es im feuchtgesättigten Raum überaus oft und deutlich Resupination und zwar um so stärker, je zarter die Blätter sind. Zuweilen sind einzelne Blätter schon nahe der Basis scharf gedreht, sehr ähnlich jener Torsion, die bei Alstroemeria von jeher das Augenmerk der Beobachter auf sich gelenkt hat (Fig. 6).

Der Drehungswinkel beträgt in der Regel 90—180°, in einzelnen Fällen sogar noch mehr, nämlich bis 270°.

Daß diese Torsion nicht mit der Transpirationsregulierung in Zusammenhang stehen kann, leuchtet ohne weiteres ein. Es wäre höchst unzweckmäßig, wenn — bei der im feuchten Raum ohnehin herabgesetzten Transpirationstätigkeit — diejenige Seite, welche die Hauptmasse der Spaltöffnungen trägt, der Transpiration fördernden Wirkung des Lichtes entzogen würde.

Wenn wirklich der hohe Feuchtigkeitsgehalt der Luft, wie es den Anschein hat, die Veranlassung ist zur Resupination der Poa nemoralis-Blätter, so müssen unter den gleichen Kulturbedingungen Gräser, deren Blätter sonst nur einmal resupinieren, eine mehrfache Torsion zeigen. Der Versuch bestätigte diese Vermutung. Viele Schattengräser machen im Feuchtraum einen Anlauf zu widerholter Blattresupination; überaus auffallend war dieser Vorgang auch bei Gerste zu beobachten, wie Fig. 6a zeigt. Auch hier kann naturgemäß Transpirationsschutz nicht Zweck der Torsion sein.

Die wahre Bedeutung der Resupination der Poa-Blätter und der verstärkten Resupination anderer Gräser im feuchten Raum ergibt sich aus einer vergleichenden Betrachtung der Querschnitte eines im Freien und eines im Feuchtraume erwachsenen Blattes.

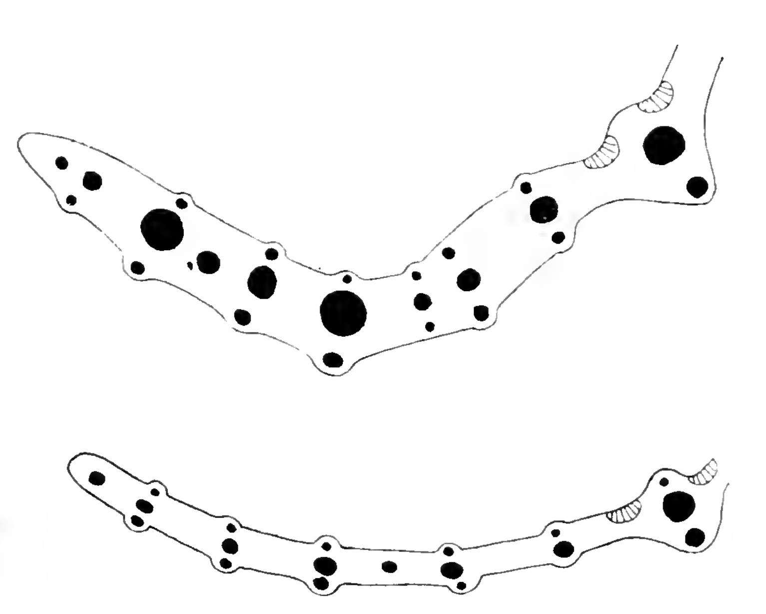


Fig. 7. Blattquerschnitte von Poa nemoralis; oben Trockenblatt, unten Feuchtblatt (linke Blatthälfte), beide bei gleicher Vergrößerung gezeichnet; mechanische Elemente schwarz.

Es besteht hier ein ähnlicher Unterschied wie zwischen Licht- und Schattenblatt der Buche.

Die im Freien erwachsenen Blätter von Poa nemoralis sind etwa doppelt so dick wie die im Feuchtraume gebildeten, zudem beträchtlich breiter (Fig. 7).

Daß die mechanischen Elemente beim „Feuchtblatt" im Verhältnis schwächer entwickelt seien wie beim „Trockenblatt", möchte ich nicht direkt behaupten. Absolut besteht natürlich ein großer Unterschied. Es ist aber schwer zu beurteilen, ob die schwächer entwickelten mechanischen Elemente des zarteren „Feuchtblattes" weniger oder ebenso viel leisten wie die kräftigeren mechanischen Gewebe des schwereren „Trockenblattes". Dagegen wissen wir von anderen Pflanzen, daß bei Kultur in

feuchter Luft eine dürftigere Ausbildung der mechanischen Gewebe (Collenchym, Bast) erfolgt als in trockener Luft (Mentha aquatica, Thalictrum galioides, Menyanthes trifoliata)[1]).

Was die „Feuchtblätter" der Poa nemoarlis an innerer mechanischer Festigkeit durch schwächere Ausbildung der Festigungsgewebe eingebüßt haben, das ersetzen sie durch Torsion, und sind dadurch genau ebenso in der Lage, ihre Blätter horizontal auszustrecken und so das diffuse Licht aufzufangen, wie kräftigere, dickere „Trockenblätter".

Ein einfacher Versuch lehrt, daß Torsion in mechanischer Hinsicht ganz Erstaunliches leistet.

Von einem kräftigen, äußerst gleichmäßig dicken Briefpapier wurden zwei gleich breite und gleichlange und dementsprechend auch gleichschwere[2]) Streifen geschnitten. Der eine derselben wurde spiralig in weiten (steilen) Windungen um einen Glasstab gewickelt, der andere blieb flach. Beide Streifen wurden sodann in einen horizontal befestigten Holzstab eingeklemmt; der flache nahm die vertikale Lage an infolge seines Eigengewichtes, der andere neigte sich nur sehr wenig, obwohl sein Gewicht mit dem des anderen Papierstreifens vollkommen übereinstimmte (Fig. 8).

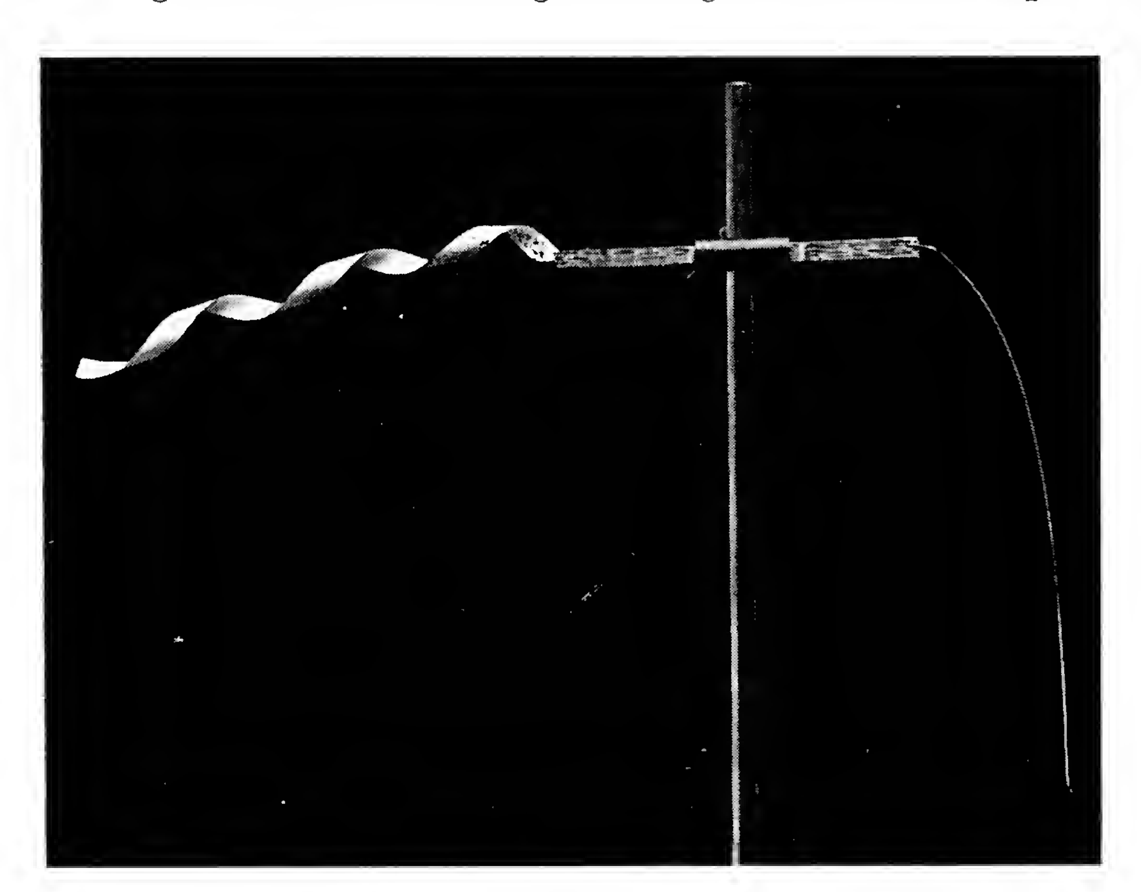


Fig. 8. Erklärung im Text.

Die physikalische Erklärung dieser Erscheinung ergibt sich leicht, wenn wir uns die Formel für die Abhängigkeit der Biegungselastizizät eines leistenartigen Gebildes (Stabes) vergegenwärtigen. Dieselbe heißt:

$$E = \frac{p \cdot L^3}{e \cdot b \cdot h^3}$$

1) G. Kohl, Die Transpiration der Pflanzen und ihre Einwirkung auf die Ausbildung pflanzlicher Gewebe, Braunschweig 1886.

2) Dies wurde übrigens noch durch Wägung bestätigt.

wobei E die Biegungselastizität,
p die rechtwinkelig zur Länge der Leiste angreifende Kraft,
L die Länge der Leiste,
e der Elastizitätsmodul,
b die Breite } der Leiste
h die Höhe }
bedeutet.

Je kleiner L ist, um so kleiner ist auch E. Nun kommt für die Biegung an einem einfach oder mehrfach resupinierten Blatt als L offenbar nicht die ganze Blattlänge in Betracht, sondern nur ein kleiner Teil derselben, nämlich jene Teilstrecke, deren Fläche gerade senkrecht steht zur Richtung der angreifenden Kraft.

Denn jener Teil des gedrehten Blattes dessen Flächenausdehnung in der Richtung der angreifenden Kraft liegt, setzt offenbar der Biegung einen derartig großen Widerstand entgegen, daß der tatsächliche Erfolg nahezu gleich 0 ist (h^3!). Als biegende Krafte kommen an einem Blatt außer dem Eigengewicht namentlich der Wind und der Regen in Betracht und es ist klar, daß die Wirkungen dieser Kräfte um so weniger zur Geltung kommen, je vollkommener die Torsion des Blattes ist.

Ich sehe also in der Torsion der Blätter von Poa nemoralis im Feuchtraum ein Mittel, die mechanische Festigkeit der überaus zarten Blätter zu erhöhen[1]).

Nicht nur zarte Beschaffenheit, sondern große Länge bei verhältnismäßig geringer Breite kann die Veranlassung der Torsion sein. So erklärt sich einfach, warum die oberen, aber kürzeren Blätter bei einigen Schattengräsern, ebenso wie die untersten, gleichfalls kürzeren Blätter an der Resupination nicht teilnehmen. Für ihre Länge reichen die mechanischen Elemente aus, um Horizontalstellung zu sichern.

Für die übrigen — längeren — Blätter genügt in der Regel eine Resupination, um die zur Assimilation günstige Lichtlage herzustellen und festzuhalten. Diese Blätter bringen, indem sie einmal überschlagen, ihre Blattfläche in eine derartige Lage, daß sie von verschiedenen Seiten Licht auffangen. Übrigens beobachtete ich bei verschiedenen Schattengräsern

---

1) Die gleiche Deutung hat Stahl der Resupination der Alstroemeriablätter zu geben versucht, ohne indessen hierfür eine experimentelle Begründung beizubringen. Er sah in der Umkehrung der Blattspreite ein Mittel zur Schwächung der Wirkung des Regenanpralles („Regenfall u. Blattgestalt" in Annales du Jardin Botanique de Buitenzorg 1893).

Freilich kann nicht behauptet werden, daß die Blätter dieser Pflanzen in besonders hohem Grad dieser Schutzeinrichtung bedürften.

— Triticum caninum u. a. — einen mehr oder weniger deutlichen Ansatz zu einer weiteren Torsion, durch welche eine abermalige Auswechslung der beiden Blattseiten erfolgt. Diese Erscheinung leitet über zu jenen Gräsern, bei welchen eine wiederholte Resupination die Regel ist[1]).

Mehrfache Resupination der Blätter verschiedener Wiesengräser.

Triticum repens, seltener Arrhenatherum elatius zeigen in ausgezeichneter Weise die Erscheinung der wiederholten Resupination und zwar vorwiegend an den sterilen, weniger an den fertilen Sprossen.

Vollkommen auf die sterilen Sprosse scheint die mehrfache Torsion beschränkt zu sein, bei Lolium perenne, Aira caespitosa sowie bei einigen anderen Arten. Die letztgenannten Gräser leisten in dieser Hinsicht aber ganz Unglaubliches. Die Fig. 4, 5 geben hiervon eine deutliche Vorstellung.

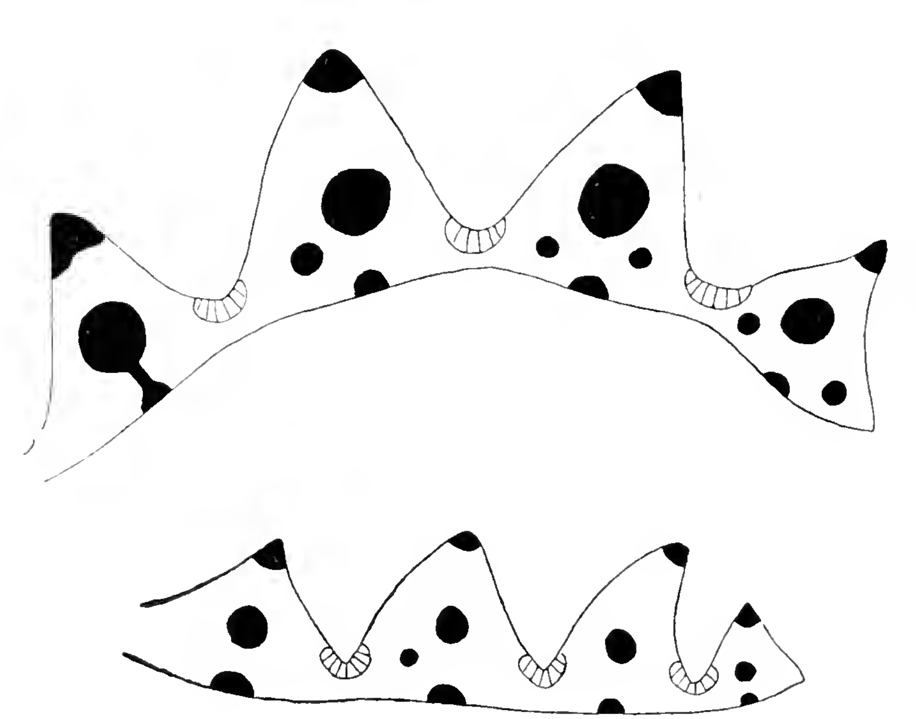


Fig. 9. Blattquerschnitte von Aira caespitosa (rechte Blatthälfte); oben Trockenblatt, unten Feuchtblatt, beide bei gleicher Vergrößerung gezeichnet; mechanische Elemente schwarz.

Daß gerade die dem Boden nahen im Innern des Grasrasens erwachsenden Blätter so sehr zur Resupination neigen, ist nach dem oben Gesagten leicht verständlich. Sie leben in einer mit Feuchtigkeit gesättigten Atmosphäre und ihr anatomischer Bau (Fig. 9) entspricht diesen Wachstumsbedingungen. In der Tat fand ich derartig vielfach resupinierte Blätter von Aira caespitosa, wie sie in Fig. 4 abgebildet sind, nur an sehr schattigen feuchten Standorten[2]).

---

1) Eine Andeutung der Resupination beobachtete ich ferner bei den außerordentlich langen Blättern von Carex ampullacea, ein-, zweifache Resupination bei Molinia coerulea, während die verhältnismäßig breiten und kräftigen Blätter von Phalaris arundinacea die Resupination in der Regel vermissen lassen.

2) Überaus starke Drehung fiel mir auch bei vielen Gräsern in den „ewigfeuchten“ Küstengegenden des westlichen Norwegens (Hardanger, Sognefjord) auf.

Die Verteilung der Spaltöffnungen auf morphologische Ober- und Unterseite unterliegt bei diesen Gräsern noch weniger Gesetzmäßigkeit, wie bei den Schattengräsern.

Bei vielen der hierher gehörigen Arten haben die Blätter nahezu isolateralen Bau, indem die Unterseite fast ebenso viel Spaltöffnungen besetzt wie die Oberseite, z. B. Triticum repens, Holcus lanatus, Dactylis glomerata u. a. Dagegen ist bei anderen die Unterseite sehr arm an Spaltöffnungen, z. B. Lolium perenne, Aira caespitosa. Allerdings ist die Beschaffenheit der Blattoberseite in anderer Hinsicht von der der Unterseite oft recht verschieden, z. B. durch starken Wachsüberzug, Riefenbildung und dergleichen.

Es wäre schließlich die Frage zu erörtern: in welcher Weise die Resupination mechanisch zu erklären sei, ob sie etwa in irgend einer Beziehung steht zu jenen Zellen, welche wesentlich die Einrollung der Grasblätter bewirken, oder ob sie nur durch ungleiches Wachstum zustande kommt.

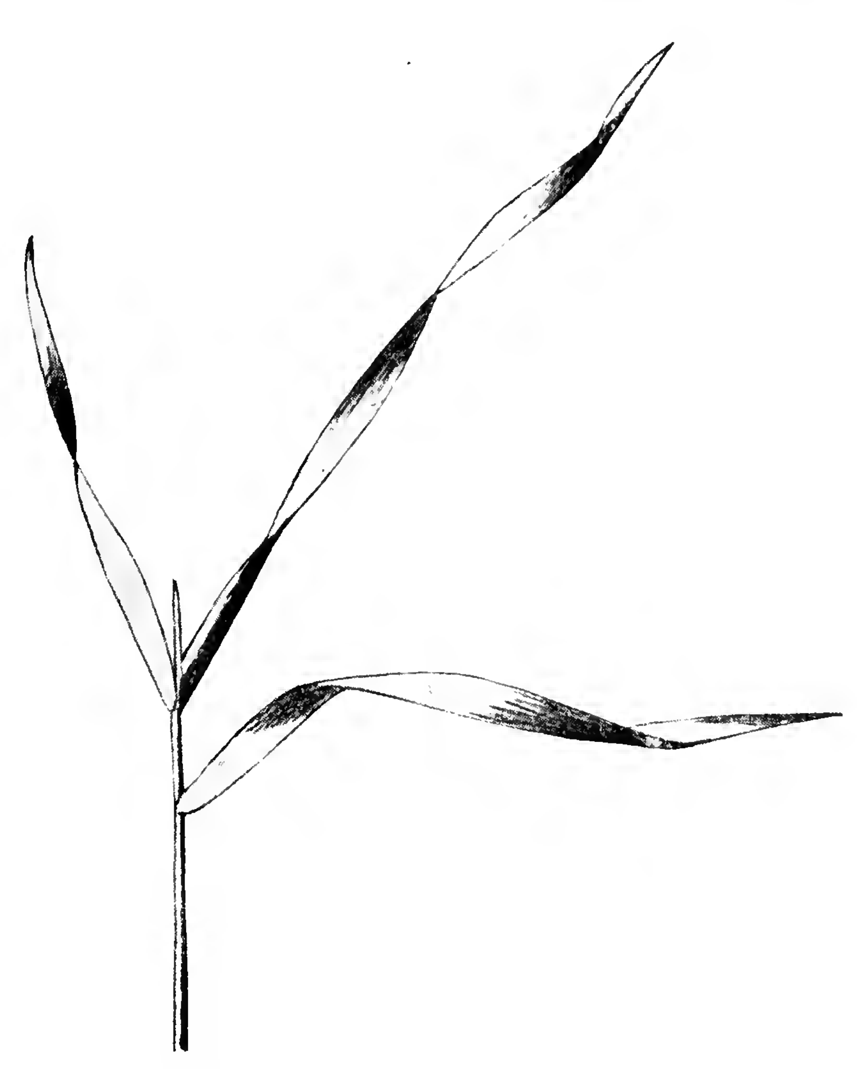


Fig. 10. Sproß von Triticum repens mit stark resupinierten Blättern.

Parlatore[1]) bringt die Resupination mit der ungleichen Fähigkeit der beiden Blattseiten, Wasser aufzunehmen, in Zusammenhang.

Wenn dies der Fall wäre, mußte der Grad der Resupination bei benetzten und ausgetrockneten Blättern bedeutenden Schwankungen unterworfen sein. Das trifft aber nur in beschränktem Maße zu. Ich brachte Blätter von Aira caespitosa, deren Resupination 180° betrug, in den Exsiccator und hierauf wieder in Wasser. Im Exsiccator erfolgte Einrollung, im Wasser Entfaltung (infolge der Tätigkeit der Gelenkzellen und anderer mechanischer Gewebe), aber der Grad der Resupination blieb stets der gleiche.

1) Parlatore, Movimenti fogliari nelle graminacee (Rendiconto della R. Academia di Bologna 1894).

Etwas anders verhielt sich Triticum repens. Der auf Figur 10 photographierte Sproß hatte mehrere Stunden in Wasser gelegen, ohne daß die Torsion (von 360°) aufgehoben worden wäre. Wenn der Sproß dann in einen trockenen Raum gebracht wurde, so erfolgte allerdings eine weitere Einrollung derart, daß die Spitze des Blattes um eine halbe Drehung (ca. 180°) mehr gegen die Basis gedreht erschien als am feucht gehaltenen Blatt.

Demnach ist die Resupination eine Folge ungleichen Wachstums; sie findet aber durch die bei der Einrollung tätigen Kräfte eine nicht unbeträchtliche Steigerung.

II. Allgemeine ökologische und phylogenetische Betrachtungen über die Resupination der Grasblätter.

Die bisher allgemein verbreitete Annahme, die Resupination der Blätter stehe im Dienst des Transpirationsschutzes, kann nach den obigen Ausführungen nicht mehr in voller Ausdehnung aufrecht erhalten werden.

Es kommen offenbar folgende ökologische Faktoren in Betracht:

a) Licht, und zwar ausschließlich: beim Überschlagen der Blätter von Poa nemoralis, nebenbei: beim Überschlagen der (ohnehin resupinierenden) Blätter von Melica nutans, Milium effusum u. a.

b) Transpirationsschutz beim Resupinieren der (infolge ihrer Schwere) übergeschlagenen Blätter von Luzula albida, Luzula maxima; vielleicht auch bei der seltener eintretenden Profilstellung der nicht übergeschlagenen Blätter von Poa nemoralis.

c) Mechanische Festigung bei der Mehrzahl der Gräser, namentlich bei jenen Gräsern (und grasähnlichen Pflanzen), welche infolge mangelnder innerer mechanischer Festigkeit oder außerordentlicher Länge der Blätter durch Torsion einen höheren Grad von Biegungsfestigkeit[1]) anzustreben.

Ein wichtiger Prüfstein einer Hypothese ist, daß sie sich dem Gesamtbild der Erscheinungen harmonisch einfügt und bei der Erklärung scheinbarer Widersprüche gute Dienste leistet.

---

1) Hierin ist vermutlich auch die ökologische Bedeutung des Drehwuchses vieler Bäume zu suchen. Es fällt jedenfalls auf, daß die Kiefer an sehr windigen Standorten oft besonders stark gedreht ist.

Sehen wir zu, inwieweit die an dritter Stelle genannte rein mechanische Deutung der Resupination dieser Forderung genügt:

1. Die auffallende Erscheinung, daß bei vielen Schattengräsern gerade jene Blätter von der Resupination ausgeschlossen sind, welche sich durch geringere Länge auszeichnen, es sind, wie oben ausgeführt wurde, die untersten und obersten, findet durch jene Hypothese eine befriedigendere Erklärung als durch die alte Transpirationsschutzhypothese.

2. Die Blattresupination fehlt, wo in anderer Weise die mechanische Festigkeit des Blattes gesichert ist, z. B. bei Blättern mit stark entwickelter innerer Festigung, beim Rollblatt, bei sehr breiten Blättern (Phalaris arundinacea) bei wellblechartigem Bau des Blattes (Mais), oder bei winkeleisenartigem Querschnitt des Blattes (Scirpus silvestris u. a.). Dagegen ist sie vorhanden bei vollkommen senkrecht stehenden Blättern, wo die Inversstellung als Transpirationsschutz überhaupt nicht in Betracht käme, z. B. Gerste (junge Blätter bei Beleuchtung von oben), Aira caespitosa (an in dichten Rasen wachsenden sterilen Sprossen), Iris-Arten, Acorus calamus, Typha latifolia; sogar bei einer Umbellifere mit sehr langen, grasähnlichen Blättern fand ich starke Drehung der Blattspreite, nämlich bei dem chilenischen Eryngium paniculatum.

3. Das einfach oder mehrfach resupinierte Blatt ist viel besser befähigt, das Ober- und Seitenlicht auszunutzen als das nicht resupinierende. Es vermag die bei Seitenbelichtung eng begrenzte fixe Lichtlage viel besser aufzusuchen als das wenig bewegliche, unbeholfene, nicht resupinierte Blatt. Ich möchte geradezu behaupten, daß die Resupination den Grasblättern den Grad von Beweglichkeit verleiht, welcher ihnen infolge des Mangels eines Blattstieles von Haus aus abgeht.

Zum Schluß noch einen kleinen phylogenetischen Seitenblick!

Goebel meint (l. c.), daß Gräser mit resupinierten Blättern sich von solchen mit Rollblättern ableiteten.

Dem ist entgegenzuhalten, daß die meisten Gräser mit Rollblättern an der konvexen Außenseite der Spaltöffnungen vollkommen entbehren (z. B. Aira flexuosa).

Bei der Mehrzahl der Gräser mit resupinierten Blättern trifft das nicht zu. Im Gegenteil, viele besitzen an der morphologischen Unterseite recht zahlreiche Spaltöffnungen (z. B. Triticum repens, Milium effusum, Calamagrostis-Arten u. a.). Welchen Sinn hätte aber die Verlegung von Spaltöffnungen auf die morphologische Unterseite, wenn diese doch infolge

der Resupination zur physiologischen Oberseite wird, und wenn die Resupination im Dienst des Transpirationsschutzes stände?

Ich möchte daher glauben, daß die von Goebel vermutete Ableitung keine Allgemeingültigkeit hat, wenn sie auch in einzelnen Fällen zutreffen mag.

Allem Anschein nach haben sich viele Waldgräser mit einfacher Resupination aus Wiesen- oder Steppengräsern mit mehrfacher Blatttorsion entwickelt und dabei die Neigung, zu resupinieren, beibehalten.

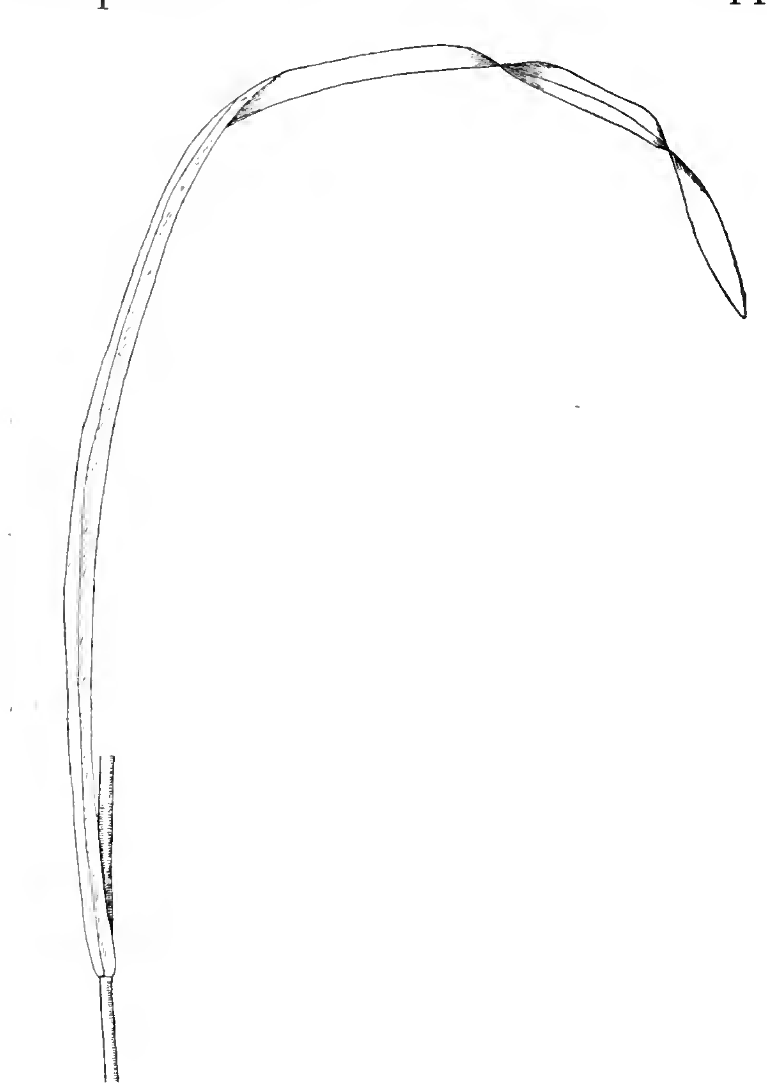


Fig. 11. Schattenblatt von Dactylis glomerata, an der Basis übergeschlagen, an der Spitze resupiniert.

Die besonderen Beleuchtungsverhältnisse der neu besiedelten Standorte gaben dann Anlaß zu einer mehr dorsiventralen Ausbildung der Blätter, wobei die morphologische Oberseite zur physiologischen Unterseite wurde und umgekehrt und die wiederholte Umdrehung natürlich unterblieb. Im kleinen kann diese Wandlung noch jetzt beobachtet werden, wenn typische Wiesengräser sehr schattige Standorte besiedeln. In sehr auffallender Weise geschieht dies bei Dactylis glomerata. Bei freier Exposition kommt neben der gewöhnlichen einfachen, zuweilen auch mehrfache (mindestens $1\frac{1}{2}$fache) Resupination zustande. An sehr schattigen Standorten werden die Blätter sehr lang, die Resupination nimmt den Charakter des Überschlagens wie bei anderen Waldgräsern an und nur an der Spitze zeigt sich noch ein Rest der Neigung zur wiederholten Resupination (Fig. 11).

Das „Ludwig'sche Gipfelgesetz" und seine Tragweite.

Von **Paul Vogler** (St. Gallen).

Wenn man die Variation der Anzahl der Blüten in Blütenständen, der Anzahl der Staub-, Frucht- oder Blütenhüllblätter in Blüten, der Anzahl der Blätter an Jahrestrieben usw. statistisch untersucht, so erhält man in der Regel mehrgipflige Kurven als graphischen Ausdruck derselben. Die Gipfelpunkte dieser Kurven liegen aber nicht an beliebigen Stellen der Zahlenreihe, sondern es erscheinen ganz bestimmte Zahlen als bevorzugt.

Den Nachweis dieser Gesetzmäßigkeit der Lage der Kurvengipfel verdanken wir hauptsächlich den sehr zahlreichen Arbeiten Ludwig's (namentlich im botanischen Zentralblatt), der durch lange Jahre hindurch sich auch mit der theoretischen Begründung des Zustandekommens derselben beschäftigte.

Die „bevorzugten Zahlen" sind die der sogenannten Fibonaccireihe: 1, 2, 3, 5, 8, 13, 21 usw., sowie deren Dupla, Tripla und anderen einfachen Multipla. So läßt sich das Gipfelgesetz, dem de Vries den Namen des Ludwig'schen gab, kurz formulieren: „Die Gipfelpunkte der Variationskurven für die Anzahl gleichwertiger Organe an Blüten, Blütenständen usw. liegen auf den Haupt- oder Nebenzahlen der Fibonaccireihe."

Die Frage lautet nun zunächst: Haben wir es hier wirklich mit einem allgemein gültigen Gesetz zu tun? Ich habe[1]) versucht, wenigstens für die Strahlblüten der Kompositen möglichst vollständig die bisherigen Untersuchungen zusammenzustellen. Das Ergebnis war, daß die Hauptgipfel in ca. 85% der Fälle auf den Hauptzahlen oder deren Dupla liegen; nimmt man auch die Nebengipfel dazu, so sinkt der Prozentsatz auf ca. 65%. Daraus ergibt sich bereits, daß das Gesetz nicht ganz allgemein gültig ist, daß wir daher besser nur von einer Regel sprechen.

Die zweite Frage lautet sodann: Woher kommt es, daß diese Zahlen vor den anderen bevorzugt sind?

---

1) Vogler, Probleme und Resultate variationsstatistischer Untersuchungen an Blüten und Blütenständen. Jahrbuch der St. Gallischen naturwiss. Gesellschaft 1910, pag. 33—71. St. Gallen 1911.

Es ist interessant, die Entwicklung der Anschauung über das Zustandekommen dieser Bevorzugung bei Ludwig selbst zu verfolgen.

1887 sagt er (Deutsche botan. Monatsschr., pag. 52—58): „Offenbar steht diese Tatsache in Beziehung zu der aus der Mechanik des Wachstums seitlicher Organe resultierenden Divergenz."

Aber schon 1888 bringt er die Zahlenreihe (Hoffman's Zeitschr. f. mathem. u. naturw. Unterricht) in Zusammenhang mit dem Vermehrungsgesetz des Fibonacci. Als allgemeinen Satz stellt er auf: Bei dem Wachstum und der Vermehrung des Bildungsherdes für Neubildungen liegt es nahe, anzunehmen, daß sich der eine Teil immer wie das Mutterorgan der andere wie sein Sprößling verhält. „Das Mutterorgan grenzt fortgesetzt in rhythmischer Wiederholung neue Teile ab, der Sproßteil dagegen immer erst in der folgenden Teilungsperiode, nachdem derselbe herangewachsen ist."

Noch 1897 (Bot. Zentralbl., Bd. LXXI, pag. 257—265) heißt es sehr vorsichtig: „Es soll hier nur gesagt sein, daß man sich die Glieder der betreffenden Reihen in ihren charakteristischen Zahlendivergenzen so entstanden denken könnte, bis die anatomischen und entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen uns belehrt haben, wie sie wirklich zustande gekommen sind."

Bis dahin nimmt Ludwig immer wirkliche Organanlagen, Zellkomplexe oder wenigstens Zellen an, die sich nach dem Schema des Fibonacci vermehren sollen. Daß aber diese Annahme für höhere Pflanzen nicht zulässig ist, ergaben entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen. Sodann fand Ludwig auch mehrgipflige Kurven bei der Messung von Blattdimensionen und bei Längenmessungen anderer Organe, bei denen die Nebengipfel die Intervalle der Hauptgipfel ebenfalls in bestimmten Verhältnissen zu teilen schienen.

So kam er 1898 (Bot. Zentralbl., Bd. LXXV, pag. 107) dazu, das Gesetz zu verallgemeinern und ihm schließlich folgende Formulierung zu geben:

„Die Vermehrung der niedersten Formelemente, welche ein Organ aufbauen (und die, wo es sich um Längendimensionen handelt, in Längsreihen liegen), der „Biophoren", erfolgt schubweise, so zwar, daß das Urelement anfänglich ein neues Element abgliedert, daß aber in den nächsten Etappen der schubweisen Vervielfältigung nur die älteren Elemente sich vermehren, die jüngeren eine Reifeperiode überspringen."

Damit ist der Vorgang der Anlagenvermehrung aus dem Gebiet des durch direkte Beobachtung nachzuweisenden in das des nur noch indirekt zu erschließenden verrückt.

Zugleich aber wird das Gesetz nun auch viel umfassender, zu einem Gesetz der diskontinuierlichen Entwicklung des pflanzlichen Organismus überhaupt. In dieser Form hat es etwas Großzügiges und auch etwas Bestechendes, so daß es eine verlockende Aufgabe ist, es einmal auf seine Richtigkeit zu prüfen.

An der durch so vielfältige Beobachtung festgestellten Tatsache der Bevorzugung der Fibonaccizahlen als Gipfelpunkte der Variationskurven der Anzahl gleichwertiger Organe läßt sich nicht rütteln.

Doch gibt es eben eine große Anzahl von Ausnahmen von der Regel, die Ludwig auf verschiedenen Wegen (Annahme von Summationsgipfeln, Hinzutreten einer einzelnen Gipfelblüte, andere Vermehrungsgesetze) zu erklären versucht, wobei es freilich bisweilen nicht ganz ohne Künstelei abgeht. Ein unlösbarer Widerspruch mit der Ludwig'schen Anschauung liegt aber doch nicht in diesen Ausnahmen.

Immerhin regten sie immer wieder zur Kritik und zu neuer Nachprüfung an, und so häufte sich das statistische Beobachtungsmaterial immer mehr, ohne daß aber je von seiten eines Variationsstatistikers eine durchgreifende Widerlegung der Ludwig'schen Auffassung versucht wurde.

Die einzige schärfere Kritik kam von seiten der Entwicklungsmechanik, die bei der Anschauung blieb, daß diese Bevorzugung bestimmter Zahlen bedingt sei durch die Gesetze, die die Blattstellung überhaupt beherrschen. A. Weisse's Untersuchungen an den Blütenköpfchen von Helianthus annuus (Jahrb. f. wissensch. Botanik, XXVI u. XXX) sind in dieser Richtung wohl die wichtigsten Arbeiten. Doch widerlegen sie Ludwig deswegen nicht unbedingt, weil ja schließlich schon die Blattspiralen durch ein Anlagevermehrungsgesetz bedingt sein könnten, so daß also die Braun-Schimper'sche Reihe und die Fibonaccireihe der Ausdruck ein und derselben tiefer liegenden Gesetzmäßigkeit wären.

Was mich nun dazu führte, als Variationsstatistiker die Ludwig'sche Anschauung zunächst für die Anzahl der Blüten in Blütenständen definitiv als unhaltbar aufzugeben, waren zwei Beobachtungsreihen, die nicht mehr nur einzelne, sondern „gesetzmäßig“ wiederkehrende Ausnahmen ergaben.

1897 habe ich (Beih. z. bot. Zentralbl. 1898, XXIV, pag. 1—19) gezeigt, daß bei Astrantia major für die Anzahl der Hüllblätter, Zwitterblüten und Blüten überhaupt die Kurvengipfel der Enddolden auf den Zahlen der Fibonaccireihe, die der Seitendolden dagegen auf denen der Trientalisreihe liegen; und das gleiche Resultat ergaben Zählungen an den Strahlblüten von Arnica montana (Jahrbuch der naturw. Gesellsch.

St. Gallen 1910, pag. 1—32. St. Gallen 1911). Als Gipfelzahlen für Enddolden und -Köpfchen treten auf 8 (10), 13 (16), 21 usw., für die Nebendolden und -Köpfchen 7, 11 (14), 18 usw. Nun ist es ohne Künstelei, bei der man jeden sicheren Boden verliert, absolut unmöglich, die zweite Reihe auf das gleiche Anlagenvermehrungsschema zurückzuführen, wie die erste. Mit anderen Worten: wir müßten also für ein und dieselbe Spezies, ja sogar für ein und dasselbe Individuum, zwei verschiedene Gesetze der Anlagenvermehrung annehmen. Das tun wir aber nur, wenn absolut kein anderer Ausweg mehr bleibt.

Dieser andere Ausweg ist aber gegeben in der Anschlußtheorie von A. Weissé. Die Zahlen der Fibonaccireihe erhalten wir als Anschluß an die Spirale der Braun-Schimper'schen Hauptreihe, die der Trientalisreihe als Anschluß an die Braun-Schimper'sche Nebenreihe.

„Zur Einleitung von Stellungen mit Divergenzen der Nebenreihe sind nur besondere und darum seltenere Kombinationen in der Anordnung der Blätter erforderlich." Und was liegt nun näher, als die Annahme, durch die Art der Abzweigung der Seitenäste vom Hauptstamm bei Arnica und Astrantia seien die Bedingungen gegeben, daß die Stellung der ersten Blätter die Nebenreihe begünstige?

Wenn aber eine regelmäßig wiederkehrende Ausnahme durch die Theorie der Anlagenvermehrung nach Fibonacci nicht erklärt werden kann, dagegen eine andere Theorie alle scheinbaren Widersprüche glatt löst, so müssen wir somit die erste zugunsten der zweiten vollständig fallen lassen.

Es ist wohl kaum nötig, noch hinzuzufügen, daß durch diesen Schluß den Verdiensten Ludwig's an die Erforschung dieser Verhältnisse nicht der geringste Abbruch getan wird. Ohne seine bahnbrechenden Untersuchungen und ohne die starken Anregungen, die namentlich auch von seinen theoretischen Spekulationen ausgegangen sind, hätten wir heute kaum das Material zur Verfügung, auf das gestützt wir heute die Alternative zwischen der Anschlußtheorie und der Theorie der Anlagenvermehrung nach Fibonacci entscheiden könnten.

Nachdem wir gezeigt, daß für die Variation der Anzahl gleichwertiger Organe die Theorie der Anlagenvermehrung nach Fibonacci zur Erklärung der Bevorzugung bestimmter Gipfelzahlen nicht haltbar ist, dürfte von vornherein die Übertragung dieser Theorie auf andere Erscheinungen im Pflanzenreich großer Skepsis begegnen.

Diese Übertragung, den Nachweis, daß es sich hier um ein allgemeines Entwicklungsgesetz im Pflanzenreich handle, aus dem sich alle diskontinuierliche Variation erkläre, hat vor allem Ritter versucht, in drei größere

Arbeiten in den Beiheften zum botan. Zentralbl. (Bd. XXII, Abt. II, Bd. XXIII, Abt. I, Bd. XXV, Abt. I 1907—1909). Sein wichtigster Schlußsatz ist folgender:

„Um das Zustandekommen der gesetzmäßigen Variation zu verstehen, ergibt sich die Notwendigkeit der Annahme kleinster lebender Individualitäten, die die gesamte lebende Substanz aufbauen. Auf deren gesetzmäßigen, einfachen, im Zahlenverhältnis des Fibonacci geschehenden Vermehrung würde dann das organische Wachstum beruhen."

„Zur Erklärung der Wertigkeit der Klassenzahlen bei Längen-, Flächen- und Körperwachstum ist dann weiter einfachst anzunehmen, daß stets die Verteilung der „Einheiten" im Laufe der Teilungen je eine gleiche, einheitliche bei den einzelnen Organen bleibt, wenn einmal erst die Anordnung in der Organanlage durch organische Kräfte geschehen ist. So ergeben sich ja die direkten Fibonaccizahlen, so auch ihre Quadratwurzeln und Kubikwurzeln, infolge des dadurch bedingten, je nach ein, resp. zwei und drei Dimensionen in gleichem Rhythmus statthabenden Wachstums." (Ritter 1908).

Ist diese Anschauung richtig, so müßten also die Gipfelzahlen bei eindimensionalen Organen sich verhalten wie die Fibonaccizahlen, bei zweidimensionalen wie deren Quadratwurzeln und bei dreidimensionalen wie deren Kubikwurzeln. Und diesen Nachweis glaubt nun Ritter führen zu können, zunächst 1907 für Blätter, wo er zum Schlusse kommt, daß die Gipfel stets auf dem 10fachen Werte der Quadratwurzeln aus den Fibonaccizahlen liegen.

Ich habe 1908 (Jahrbuch der naturw. Gesellsch. St. Gallen pro 1907, St. Gallen 1908) geglaubt, mit einigen Modifikationen bei den Blättern von Vinca minor eine Bestätigung der Ritter'schen Anschauungen zu finden; doch halte ich heute dafür, daß auch jene Resultate gar nichts beweisen. Heute liegt mir ein sehr umfangreiches Material (mehr als 12 000 Messungen) an Blättern von Cytisus laburnum vor, das sich in keiner Weise zur Stütze der Ritter'schen Anschauung verwerten läßt.

Gewiß, auch da ergeben sich immer noch mehrgipflige Kurven; aber irgend eine Gesetzmäßigkeit der Lage der Kurvengipfel läßt sich nicht konstatieren.

Und wenn man die Arbeiten Ritter's genauer sich ansieht, so ergibt sich übrigens sofort, daß auch sein Material absolut nichts beweist. Nicht nur begnügt er sich meist mit einer sehr geringen Anzahl von Messungen, er berücksichtigt ferner auch nicht, daß überhaupt sein „Gesetz" nur stimmen kann für Blätter, deren Längenbreitenindex konstant bleibt. (Siehe meine Arbeit über Vinca minor, St. Gallen, Jahrb. pro 1907). Sodann berück-

sichtigt er nicht, daß wenn sich die Kurve für die Länge der Blätter entwickelt nach dem 10fachen der Quadratwurzeln aus den Fibonaccizahlen, das gleiche nicht der Fall sein kann für die Breite, ohne daß man mit der eigenen Theorie in Widerspruch gerät. Und endlich verlieren seine Zahlen ihre Beweiskraft auch dadurch, daß in dem Intervall, in dem seine meisten Gipfel liegen, sozusagen jede Zahl Gipfelzahl sein kann, und dann doch sich zugunsten seiner Theorie deuten läßt. (Siehe meine weiteren Ausführungen in: Beih. z. bot. Zentralbl., Bd. XXVII, Abt. I, pag. 432 u. ff.).

So stehen wir heute vor der Tatsache, daß wir auch nicht den geringsten Grund haben, anzunehmen, das diskontinuierliche Längen-, Flächen- oder Körperwachstum im Pflanzenreiche lasse sich erklären unter Annahme von „Biophoren" oder „Anlagen", die sich nach dem Schema des Fibonacci vermehren.

Wir kommen also zu folgenden Schlüssen:

1. Das Ludwig'sche Gipfelgesetz ist kein allgemeingültiges Gesetz, sondern nur eine ziemlich weite Tatsachengebiete umfassende Regel, die etwa so zu formulieren ist: Die Gipfel der Kurven für die Variation der Anzahl gleichwertiger Organe (Blüten in Köpfchen, Dolden; Blütenblätter, Blätter an Jahrestrieben usw.) liegen in der Regel auf dem Haupt- und Nebenzahlen der Fibonaccireihe (richtiger der Braun-Schimper'schen Reihe).

2. Diese Bevorzugung bestimmter Zahlen ist nicht die Folge einer Vermehrung der Anlagen nach dem Schema des Fibonacci, sondern ergibt sich aus dem gesetzmäßigen Anschluß an die Spiralstellung der Blätter.

3. Eine Übertragung der Ludwig'schen Hypothese auf das Längen-, Flächen- und Körperwachstum im Pflanzenreich, wie sie von Ritter versucht wurde, ist nicht gestattet; zum mindesten ist für das Zustandekommen der mehrgipfligen Kurven bei der Variation der Dimensionen bestimmter Organe als Folge einer Vermehrung hypothetischer „Biophoren" nach dem Schema des Fibonacci nicht der geringste Beweis erbracht.

St. Gallen, im August 1911.

Zur Kenntnis der Gasdiffusion in Pflanzen.

Von **A. Ursprung**.

An einigen Wasserpflanzen wurde gelegentlich eine auffällige Gasausscheidung beobachtet, die einem eigentümlichen Diffusionsvorgang ihre Entstehung verdankt. Da diese Diffusionserscheinung zwar schon längst bekannt ist, aber sowohl von botanischer wie von physikalischer Seite nur wenig Beachtung gefunden hat, so sollen im folgenden die bisherigen Untersuchungen in historischer Reihenfolge kritisch besprochen und durch neue Versuche erweitert werden. Der erste Abschnitt handelt von Nelumbo, der zweite vorwiegend von Nymphaea.

I.

Im Jahre 1841 teilte Raffeneau-Delile[1]) Untersuchungen mit, die er in Montpellier an den Blättern von Nelumbo angestellt hatte. Er blies Luft durch den Stiel eines abgeschnittenen Blattes, dessen Spreite in der Mitte etwas Wasser enthielt, und beobachtete bei starkem Blasen „un bouillonnement". Auch an Blättern, die an der lebenden Pflanze sich befanden, wies er eine ähnliche, aber selbständige Blasenausscheidung nach. Er gibt ferner an, dass die Luft, die in letzterem Falle aus der Mitte der Spreite austritt, „s'y rend de toutes les parties ambiantes, c'est-á-dire qu'il y vient du reste de la face supérieure de la même feuille. En effet, dès que l'on inonde le disque tout entier, il ne sort plus d'air du centre, et dès qu'une portion du disque est découverte et mise en contact avce l'atmosphère, le courant d'air se rétablit, et s'il est assez fort, il devient visible par bulles." Als er an dem Stiel eines an der Pflanze befindlichen Blattes eine 2 cm lange Wunde anbrachte, welche die Luftgänge öffnete, erfolgte aus ihr ebenfalls eine Gasausscheidung; da die Blasen nur am oberen Ende der Wunde austraten, und auch hier nur so lange, als die Spreite nicht ganz untergetaucht war, so schloß Delile, daß die austretende Luft nicht durch den Blattstiel aufsteige, sondern aus der Spreite stamme. Diese Beobachtungen wurden meistens im August gemacht, in den heißen Nachmittagsstunden bei direkter Besonnung;

---

1) Raffeneau-Delile, Evidence du mode respiratoire des feuilles de Nelumbium. Ann. sc. nat. 1841, II. Sér., Tome XVI, pag. 328.

die Ausscheidung von Blasen geschah gewöhnlich nur am Tage, erfolgte aber gelegentlich auch während der Nacht. Über die chemische Zusammensetzung der ausgeschiedenen Luft findet sich folgendes angegeben: „j'ai recueilli sous l'eau, dans des fioles, l'air d'exhalation des feuilles, et cet air, par la combustion d'une allumette que j'ai introduite dans la fiole, n'a pas semblé différer en propriétés de l'air atmosphérique".

Diese Mitteilung war der Ausgangspunkt einer unerfreulichen Kontroverse zwischen Delile und Dutrochet. Während Delile seine Beobachtungen anführt, ohne den Versuch einer Erklärung zu wagen oder Vermutungen über die Ursache der merkwürdigen Blasenausscheidung zu äussern, behauptet Dutrochet, dass es sich um den Assimilationsgaswechsel handle. Er hatte nämlich früher[1]) gefunden, dass abgeschnittene Nymphaeablätter am Lichte aus dem Stielende sehr sauerstoffreiche Blasen ausscheiden, ferner gibt er an, daß diese Ausscheidung nur erfolgt, wenn die Spreite ganz unter Wasser getaucht ist.

Deliles Beobachtungen über die Zusammensetzung des ausgeschiedenen Gases und die Blasenbildung während der Nacht passen nun allerdings nicht zu dem Erklärungsversuche Dutrochets, doch sucht sich dieser zu helfen, indem er die ihm unbequemen Tatsachen dem Eindringen des Wassers in die Lufträume und der Ausdehnung der Luft durch Erwärmung zuschreibt. Durch die Ausdehnung der Luft bei intensiver Bestrahlung wird natürlich ein Druck erzeugt, der bei genügender Stärke Blasen aus vorhandenen Öffnungen auspreßt und beim Eindringen von Wasser in die Lufträume wird das Gleiche geschehen und zwar unabhängig von der Tageszeit.

Die Erklärung dafür, daß, wie er meint, Nelumbo nur dann Gas ausscheidet, wenn die Spreite in Luft sich befindet, Nymphaea dagegen nur dann, wenn sie unter Wasser taucht, versucht Dutrochet durch ein erdichtetes Spiel der Spaltöffnungen zu geben, die bei Nelumbo in der Luft sich schließen, unter Wasser sich öffnen, bei Nymphaea dagegen umgekehrt unter Wasser sich schließen und in der Luft sich öffnen sollen. Noch in anderer Weise will er die Beobachtungen mit seiner Auffassung in Übereinstimmung bringen, doch sind für uns die angeführten Beispiele ausreichend.

Was uns bei allen diesen Bemühungen sympathisch berührt, ist das Bestreben, die Tatsachen nicht nur zu erwähnen, sondern auch zu

---

1) Dutrochet, Mémoires pour servir à l'histoire anatomique et physiologique des végétaux et des animaux. Bruxelles 1837.

erklären und bei der Erklärung sich nach Möglichkeit an sicher Bekanntes anzuschließen. Hätte jedoch der scharfsinnige Dutrochet die Blasenausscheidung bei Nelumbo nicht nur aus der Beschreibung Deliles, sondern aus eigener Anschauung gekannt, so würde er selbst eingesehen haben, daß seine Betrachtungen auf diesen Fall nicht anwendbar sind.

Mit vollständiger Sicherheit ging dies auch für den ferne Stehenden aus Versuchen Merget's[1]) hervor. Derselbe gibt an, daß nach zahlreichen Analysen — Zahlenbelege fehlen allerdings — die Zusammensetzung des ausgeschiedenen Gases, von geringen Abweichungen abgesehen, mit derjenigen der atmosphärischen Luft übereinstimmt. Er findet die wichtige Tatsache, daß die Gasausscheidung auch durch bloße Wärmestrahlen erfolgt (nicht bis zur Rotglut erhitzte Eisenplatte). Die Gasausscheidung geschieht unter einem Druck, der, je nach der Intensität der Wärmequelle, 1—3 dm[2]) Wasser betragen kann, und in einer Menge von bis zu 1 Liter per Minute. Sie kann oft ohne Unterbrechung tagelang dauern. Es wurde ferner der Nachweis erbracht, daß auch trockene, tote Nelumboblätter wieder Blasen ausscheiden, wenn man sie genügend befeuchtet hat. Ein weiterer Beleg für die rein physikalische Natur der Erscheinung bestand darin, daß sie nicht nur in Luft, sondern auch in O, N, H, CO_2, CO und N_2O erfolgte. Das sofortige Aufhören des Blasenaustrittes nach Verschluß der Stomata zeigte, daß die Gase durch die Spaltöffnungen eintraten. Für die Art und Weise wie Merget den Vorgang zu erklären versucht, ist seine Angabe wichtig, daß in der Spreitenmitte nur dann Blasen austreten, wenn hier die Temperatur niederiger ist als in der übrigen Spreite, während aus dem Stielende auch bei gleichmäßiger Erwärmung der Spreite Gas austritt. Merget hält nämlich das Ganze für eine Thermodiffusionserscheinung, bedingt durch Temperaturdifferenzen zwischen der kälteren, Blasen ausscheidenden Spreitenmitte und der übrigen, wärmeren Spreitenpartie. Die Gasausscheidung hängt nach ihm hauptsächlich ab „de la structure poreuse et de l'état hygrométrique des tissus où elle s'opère; les faits observés rentrant dans la catégorie des phénomènes de thermodiffusion gazeuse et de diffusion simple entre des masses

1) Merget, Sur des phénomènes de thermodiffusion gazeuse qui se produisent dans les feuilles, et sur les mouvements circulatoires qui en résultent dans l'acte de la respiration chlorophyllienne. Compt. rend. 1873, Tome LXXVII, 2, pag. 1468.

2) In Pfeffer's Pflanzenphysiologie I, pag. 187, steht infolge eines Druckfehlers cm statt dm.

d'air à differents degrés d'humidité, récemment étudiés par MM. Feddersen et Dufour."

Merget glaubt auch, daß die Erscheinung bei allen Pflanzen sich finde und fährt dann fort: „Etant admis que, pour toutes les feuilles, l'échauffement du limbe met en jeu les forces thermodiffusives qui trouvent leurs conditions d'activité dans la structure et dans l'état hygrométrique des tissus, comme cet échauffement, en l'état ordinaire, c'est-à-dire lorsqu'il provient da la chaleur du soleil, est loin de se produire uniformément aux points frappés par les rayons solaires, l'air intérieur, par suite de l'excès de tension qu'il acquiert, se détend sur celui des parties froides, qu'il presse en le contraignant à s'échapper par les stomates des surfaces épidermiques correspondantes, pendant que l'air extérieur afflue par les stomates des surfaces solarisées. Il s'établit donc alors un véritable courant circulatoire gazeux, des parties vertes qui respirent à celles qui ne respirent pas, avec un double mouvement corrélatif d'aspiration par les premières et d'expiration par les secondes. Dans les plantes aquatiques, cette circulation respiratoire a plus d'étendue et de profondeur que dans les plantes terrestres, car, au lieu d'être circonscrite dans l'étroit réseau des méats du parenchyme foliaire, elle se prolonge dans celui du système lacunaire tout entier. Quand les feuilles des plantes aquatiques sont frappées par les rayons solaires, la masse gazeuse des lacunes est, par le fait, soumise comme à une sorte de brassage, qui a pour effet final de ramener dans le limbe l'air des cavités profondes . . ."

Neben seinen Versuchen mit Blättern hat Merget[1]) auch rein physikalische Experimente ausgeführt. Er verschloß z. B. einen befeuchteten Tonzylinder mit einem durchbohrten Stopfen, der ein Glasrohr enthielt, welches in Wasser tauchte. Aus dem Rohr traten unter Umständen schon bei einer Erwärmung auf 30° Blasen aus, die mit Erhöhung der Temperatur sich vermehrten. Die Resultate erklärt Merget als unabhängig von der Natur des porösen Körpers und der benetzenden Flüssigkeit, nur muß die letztere flüchtig sein, was Versuche mit Schwefelkohlenstoff, Äther Chloroform, Äthyl- und Methylalkohol zeigten. Er findet allgemein, daß in einem befeuchteten porösen Diaphragma, der Gasstrom gerichtet ist von der Seite, die am stärksten transpiriert, zu der, die es am schwächsten tut. Auch im Boden wird daher, bei einem geeigneten Grade von Porosität und Wassergehalt,

1) Merget, Sur la reproduction artificielle des phénomènes de thermodiffusion gazeuse des feuilles, par les corps poreux et pulvérulents humides. Compt. rend. 1874, Tome LXXVIII, 1, pag. 884.

und bei genügender Erhitzung durch die Sonnenstrahlen, Luft von außen an den erhitzten Stellen eindringen und zu den kälteren strömen.

Da Merget sich auf die Versuche von Feddersen und Dufour bezieht, so ist es nötig, auch diese näher kennen zu lernen. Carl Neumann[1]) war durch theoretische Betrachtungen darauf geführt worden, daß, wenn eine endliche Portion eines in einer unendlich langen Röhre eingeschlossenen Gases sich in einem anderen Dichtigkeitszustande befindet als das übrige Gas, eine an den beiden Enden dieser Portion künstlich erzeugte Temperaturdifferenz eine kontinuierliche Bewegung in dem ganzen unendlichen Gaszylinder nach einer bestimmten Richtung hervorbringen muß und zwar im Sinne von der kalten zur warmen Endfläche durch das betrachtete endliche Stück, wenn sich das Gas in diesem, in dem Zustande der Verdichtung befindet.

Feddersen's[2]) Versuche sind in der Weise angestellt, daß eine pulverförmige Substanz in eine horizontale Glasröhre fest hineingestopft wurde. Die Enden der Röhre, die über diesen porösen Pfropf hinausragten, wurden an jeder Seite luftdicht durch Kautschuck mit einem anderen horizontalen Glasrohr verbunden, welches durch einen Flüssigkeitstropfen an irgend einer Stelle in seinem Innern abgesperrt war. Auf diese Weise mußte jede Verschiebung der in dem mittleren Röhrenstück enthaltenen Luftsäule die beiden absperrenden Flüssigkeitstropfen in demselben Sinne verschieben. Nun wurde das eine Ende des Pfropfes einer konstanten Wärmequelle ausgesetzt, das andere aber kalt gelassen oder künstlich erkältet. Dann zeigte sich ausnahmslos eine langsame Verschiebung der Luftsäule in der Richtung durch den Pfropf vom kalten zum warmen Ende[3]), bald rascher, bald langsamer, bald an der einen Seite stärker, bald an der anderen.

---

1) Berichte der Königl. Sächsischen Gesellsch. d. Wissensch. Sitzung vom 15. Febr. 1872.

2) W. Feddersen, Über Thermodiffusion von Gasen. Pogg. Ann. 1873, Bd. CXLVIII, pag. 302.

3) Die Angabe in Pfeffer's Pflanzenphysiologie (I, pag. 186), wonach der Gasstrom von der wärmeren zur kälteren Seite geht, beruht auf einem Versehen, ebenso die Mitteilung, daß die Thermodiffusion von Dufour entdeckt worden sei. Die Thermodiffusion stellt vielmehr die Umkehr eines von L. Dufour beobachteten Phänomens dar, nämlich der durch Diffusion hervorgerufenen Temperaturänderung. Da auch in ausgezeichneten Lehrbüchern der Physik, z. B. Chwolson, unrichtige Angaben sich finden, so sei das Prinzipielle in einigen Sätzen erwähnt. L. Dufour fand, daß an der Seite der porösen Wand, wo das rascher diffundierende Gas eintritt, eine Temperaturerhöhung, auf der andern Seite eine Temperaturerniedrigung stattfindet. Zur Erklärung stellte er sich vor, daß jedes Gas an der

Erwähnt sei ein Versuch mit Gips. In einer etwa 12,5 mm im Lichten weiten Röhre befand sich ein 70 mm langer Gipspfropf, der nach dem Eingießen längere Zeit gelegen hatte und lufttrocken geworden war. Die Glasröhre wurde über dem einen Ende des Pfropfes mit Kupferblech umhüllt und durch eine daruntergestellte, schwach brennende Spirituslampe auf ca. 200° erhitzt. Das andere Ende des Pfropfes blieb der Einwirkung der Zimmertemperatur (8°) ausgesetzt und zeigte beim Anfühlen eine geringe Erwärmung. Bei Absperrung der 3,5 mm weiten Ansatzröhren durch Quecksilber ließ sich auch nach 15 Stunden keine Bewegung nachweisen. Als darauf Schwefelsäurehydrat zur Sperrflüssigkeit genommen wurde, ergaben sich in der Richtung von der kalten zur warmen Seite folgende Verschiebungen in 10 Minuten:

kalte Seite		warme Seite
11,5 mm	. . .	10,0 mm
8,7 „	. . .	5,3 „
6,7 „	. . .	7,7 „

Aus Versuchen mit Platinschwamm, Palladiumschwamm usw. ging deutlich hervor, daß auch bei völliger Abwesenheit von Wasser in dem Pfropf diese von Feddersen als „Thermodiffusion“ bezeichnete Erscheinung sich einstellt.

Die Vergleichung der Experimente von Merget und Feddersen zeigt nun deutlich, daß es sich hier um verschiedene Erscheinungen handelt und daß Merget somit im Irrtum war, als er die von ihm beobachteten Blasenausscheidungen als Thermodiffusionsvorgänge bezeichnete. Einmal erfolgte die Gasausscheidung aus Nelumbo-Blättern nur so lange diese Wasser enthielten und auch die verwendeten Tonzylinder waren mit Wasser getränkt; Feddersen dagegen machte seine Beobachtungen meistens an ganz wasserfreien Pfropfen. Zweitens mußte Feddersen seine Pfropfen auf hohe Temperaturen, bis zu 200°, erwärmen, um deutliche Ausschläge zu erhalten,

---

Seite, an der es eintritt, eine Verdichtung, an der andern Seite eine Ausdehnung erleidet. Der Verdichtung würde eine Erwärmung, der Ausdehnung eine Abkühlung entsprechen. Da nun durch Wärmezufuhr eine Ausdehnung, durch Abkühlung aber eine Verdichtung bewirkt wird, so sind die Versuchsresultate Feddersen's ohne weiteres verständlich als Umkehrung des Dufour'schen Phänomens. Während also Feddersen eine Diffusionsströmung feststellt von der kalten zur warmen Seite, zeigt Dufour, daß diese Strömung die kalte Seite erwärmen und die warme abkühlen muß, daß also die Thermodiffusionsströmung die künstlich erzeugte Temperaturdifferenz wieder auszugleichen sucht.

während die Blasenausscheidung bei Nelumbo an lebenden Blättern zu beobachten ist. Trotz der viel geringeren Temperaturdifferenzen sind Volumen und Druck des ausgeschiedenen Gases bei Nelumbo und dem feuchten Tonzylinder weit größer als bei der Versuchsanordnung Feddersens. Endlich ist auch der Sinn des Diffusionsstromes in beiden Fällen verschieden. Bei Merget erfolgt die Bewegung von der warmen zur kalten Seite, bei Feddersen umgekehrt von der kalten zur warmen.

In den Jahren 1874 und 1875 gab L. Dufour[1]) eine ausführliche Beschreibung von physikalischen Versuchen, über die er schon früher[2]) (1872) kurz berichtet hatte. Er verwendete trockene Tonzylinder, die auch während der ganzen Dauer der Experimente niemals mit Wasser in Berührung kamen; auf der einen Seite des Tonzylinders befand sich trockene, auf der anderen Seite feuchte Luft. Der stärkere Diffusionsstrom erfolgte von der trockenen zur feuchten Luft und der erzeugte Druck, bzw. die Saugung, vermochte einer Wassersäule von 10—20 mm das Gleichgewicht zu halten. Dufour nannte diese Erscheinung „hygrometrische Diffusion.“ Die Untersuchungen ergaben folgende Gesetzmäßigkeiten: Die Stärke dieses Diffusionsstromes hängt hauptsächlich ab von den gegenseitigen Spannungen des Wasserdampfes; ein direkter Einfluß der Temperatur fehlt oder ist doch sehr gering. Außer durch Ton wurde eine Diffusion auch durch Gips, Alabaster usw. und selbst durch eine 5 mm dicke Marmorplatte beobachtet, doch erfolgte sie durch Marmor langsamer als durch Ton. Bei Gips sind, wegen der starken Porosität die Druckdifferenzen geringer, werden aber sehr rasch erreicht. Die Größe der Oberfläche der porösen Wand ist ohne Einfluß auf die Druckdifferenz, doch wird letztere um so langsamer erreicht, je kleiner die poröse Wand ist. Die erreichbare Druckdifferenz hängt unter sonst gleichen Umständen von der Wanddicke ab und ist für Ton ungefähr umgekehrt proportional der Quadratwurzel aus der Dicke der Wand. Je größer die vorhandene Druckdifferenz wird, um so schwächer wird der diesem Druck entgegenwirkende Diffusionsstrom, und die Abschwächung erfolgt um so rascher, je dicker die Wand ist.

Mit den von Dufour studierten Erscheinungen haben die Beobachtungen Mergets offenbar eine viel grössere Ähnlichkeit, als mit

1) L. Dufour, Recherches sur la diffusion entre l'air sec et l'air humide. Bull. Soc. vaud. sc. nat. 72, Vol. XIII. — Ders., Sur la diffusion hygrométrique. Bull. Soc. vaud. sc. nat. 74, Vol. XIII.

2) L. Dufour, Bull. Soc. vaud. sc. nat., No. 71, Vol. XII.

der Thermodiffusion Feddersen's. Immerhin decken sich auch hier die physikalischen Versuchsanordnungen nicht, da Dufour mit trockenen, Merget aber mit befeuchteten Tonzylindern operierte. 1877 suchte dann Kundt[2]) die Versuche von Merget uud Dufour in folgender Weise zu erklären. Er benutzte einen mit Wasser angefeuchteten Tonzylinder und schloss denselben mit einem Kork, in welchen ein Gasentbindungsrohr eingesetzt war, das ein wenig unter Wasser tauchte. Der Gasdruck wird außen nur von der trockenen Atmosphäre geliefert, setzt sich innen aber aus zwei Partialdrucken zusammen, dem der trockenen Luft p, welcher kleiner ist als der Druck der trockenen Luft P aussen, und dem Druck des Wasserdampfes W. Es tritt mithin ein doppelter Diffusionsstrom ein, der trockener Luft von außen nach innen und der des Wasserdampfes von innen nach außen. Wie stark auch letzterer sein mag, es wird durch denselben der Feuchtigkeitsgehalt der Atmosphäre nicht merklich geändert, der Gesamtdruck außen bleibt merklich derselbe. Innen aber würde, da nach dem Graham'schen Gesetz die Luft langsamer hinein als der Wasserdampf heraus diffundiert, der Druck abnehmen, wenn nicht Wasser von den feuchten Wänden des Zylinders neu verdampfte. Letzteres ist aber zweifellos der Fall und nimmt man an, daß die Verdampfung stets den hinausdiffundierenden Wasserdampf ersetzt, so würde man, nachdem sich der Druck der Luft innen und außen durch Diffusion ausgeglichen hat, außen den Druck P, innen den Druck $P + W$ haben. Durch das Gasentbindungsrohr wird von innen Gas austreten, aber nicht bloß Wasserdampf, sondern Wasserdampf und Luft, mithin der Partialdruck der Luft innen sinken und neue Luft durch Diffusion eintreten. Es wird daher, so lange in dem Tonzylinder noch Wasser zum Verdampfen vorhanden ist, ein kontinuierlicher Strom von feuchter Luft durch das Entbindungsrohr austreten. Man erhält also scheinbar einen kontinuierlichen Strom von außen nach innen, obgleich von innen mehr herausdiffundiert, als von außen hinein. Der herausdiffundierende Wasserdampf wird eben immer durch Verdampfung neu ersetzt. — Erwärmt man den Zylinder, so daß W sehr groß, so tritt viel Gas aus dem Rohr, die Druckdifferenz der trockenen Luft innen und außen wird bedeutend und es erfolgt ein energischer Diffusionsstrom trockener Luft nach innen. Ein Widerspruch mit den Gesetzen Graham's ist somit nach Kundt nicht vorhanden. Den Versuch Mergets mit einem mit Alkohol getränkten Tonzylinder änderte

---

1) A. Kundt, Zur Erklärung der Versuche Dufour's und Merget's über die Diffusion der Dämpfe. Wied. Ann. 1877, Bd. II, pag. 17.

Kundt in der Weise ab, daß er den Alkohol aussen anzündete. Außen befand sich Luft, innen Luft und Alkoholdampf und nun trat, selbst durch die Flamme hindurch eine so energische Diffusion von Luft ein, daß in ca. 2 Minuten 1 Liter Luft aus dem Entbindungsrohr ausgepreßt wurde.

Das Graham'sche Gesetz, das von Kundt diesen Erscheinungen zugrunde gelegt wird, sagt bekanntlich aus, daß bei gleichem Druck die diffundierenden Gasvolumina sich umgekehrt verhalten wie die Quadratwurzeln aus den Dichten. Vorausgesetzt sind Gase, die nicht chemisch aufeinander einwirken und poröse Scheidewände, die sehr feinporig sind, die keine merkliche Absorption der Gase zeigen und durch die keine Strömung der Gase als Ganzes stattfindet. Außerdem ist die Geschwindigkeit, mit der Gase poröse Scheidewände passieren, proportional dem Überdruck. Bezeichnen wir die Dichte mit δ, so ist:

	δ	$\sqrt{\frac{1}{\delta}}$
Luft	1.000	1.000
Wasserdampf . . .	0.623	1.267
Alkoholdampf . . .	1.613	0.787
Ätherdampf . . .	2.586	0.622
Chloroformdampf . .	4.138	0.492

Es sollte also nach Graham Wasserdampf rascher diffundieren als Luft; es ist klar, daß die tatsächlichen Befunde Dufours, die diesem Gesetz widersprechen oder doch jedenfalls zu widersprechen scheinen, einer Erklärung bedürfen. Die Experimente und Überlegungen Kundt's vermögen jedoch nicht zu befriedigen und sein Erklärungsversuch bleibt mangelhaft. Denn Kundt's Versuchsanordnung ist ja eine wesentlich andere; er verwendet nicht einen trockenen, sondern einen mit Wasser getränkten Tonzylinder und somit ist das Graham'sche Gesetz auf Kundt's Versuche gar nicht anwendbar. Aber selbst bei L. Dufour's Experimenten waren die Voraussetzungen, welche dem Graham'schen Gesetz zugrunde liegen, nach H. Dufour[1]) nicht erfüllt. „Les parois poreuses absorbent la vapeur d'eau avec une certaine intensité, il se produit un phénomène de vaporhésion de sorte que la loi de Graham ne peut être appliquée aux phénomènes de diffusion hygrométrique, cette loi n'étant exacte que pour les substances poreuses indifférentes. Les phénomènes de diffusion hygrométriques sont

1) H. Dufour, Arch. sc. phys. et nat. 1879, 3me période, Tome II, pag. 527.

compliqués de phénomènes de condensation et d'évaporation analogues à ceux que produisent certaines substances colloïdes."

Nach experimentellen Untersuchungen, die er aber als noch nicht beendigt erklärt, stellt dann H. Dufour[1]) folgenden Erklärungsversuch auf, den er selbst als hypothetisch bezeichnet. „Considérons deux masses gazeuses séparées par une paroi poreuse et soumises à la même pression. Si la diffusion est un phénomène résultant, uniquement des mouvements propres des molécules, comme le suppose Graham, ces molécules viennent frapper la paroi, et un certain nombre d'entre elles pénètrent librement au travers des pores. Si les deux masses ont des densités différentes, mais la mêne température, les carrés des vitesses des molécules seront inversément proportionnels aux densités; dans ce cas la loi de Graham sera applicable.

Cela suppose que la paroi n'arrête aucune des molécules qui pénètrent dans ses pores. Dans le cas qui nous occupe, au contraire, les molécules de vapeur, contenues dans l'air humide, pénètrent d'un côté de la paroi en plus grand nombre que celles d'air sec de l'autre côté, mais tandis que ces dernières passent librement au travers des pores, un certain nombre des premières restent dans l'intérieur du corps poreux, de sorte que la pression exercée par celles qui peuvent traverser la paroi, malgré leur vitesse plus grande, résultant de leur moindre densité, ne compense pas la diminution de pression produite par la libre sortie des molécules d'air.

On voit donc que dans ce cas l'air sec étant par exemple dans le vase poreux et l'air humide à l'extérieur, il y a diminution de pression dans l'intérieur.

Pour expliquer le cas inverse nous admettous volontiers une partie de la solution proposée par M. Kundt, seulement, l'évaporation qui serait produite par le passage de l'air sec vers l'air humide contenu dans le vase poreux, ne le serait pas parce que le corps est mouillé, mais parce qu'il a condensé dans ses pores une certaine quantité de vapeur, et que l'air sec, en passant, entraîne une partie de ces molécules de vapeur dont la force élastique vient s'ajouter à la sienne."

Endlich ist nicht zu vergessen, daß bei Verwendung von Alkohol-, Äther- oder Chloroformdampf wir es mit Stoffen zu tun haben, deren Dichte größer ist als die der Luft und die sich daher nach dem Graham'schen Gesetz umgekehrt verhalten müßten wie Wasserdampf.

1) H. Dufour, Observations sur la diffusion hygrométrique. Recherches sur quelques points relatifs aux mouvements des gaz au travers des corps poreux. Lausanne 1879, pag. 81.

Von allen physikalischen Versuchsanordnungen kommt nun jedenfalls jene L. Dufour's den Verhältnissen im Nelumbo-Blatt am nächsten, ohne allerdings sich damit zu decken. Geht auch aus dem Vorhergehenden zur Genüge hervor, mit welchen Schwierigkeiten eine exakte Erklärung der Versuche Dufour's zu kämpfen hat, so kann es jetzt doch nicht mehr schwer halten, die Blasenausscheidung des Nelumbo-Blattes verständlich zu machen. Die Interzellularen enthalten ein Gasgemisch von wechselnder Zusammensetzung, das wir der Einfachheit wegen aus Luft und Wasserdampf bestehend betrachten können. Außen findet sich Luft und um so weniger Wasserdampf je rascher derselbe weggeweht wird. Wir hätten also — um die Bezeichnungsweise Kundt's zu gebrauchen — den Innendruck $p + W$ und den Außendruck P, wenn außen der Wasserdampf durch den Wind oder auf andere Weise entfernt wird. Der Innendruck wächst natürlich mit W und der Zunahme von p, und wenn der Überdruck groß genug geworden ist, so wird er Luft plus Wasserdampf an den Stellen geringsten Filtrationswiderstandes auspressen; diese Stellen sind die Spreitenmitte und am abgeschnittenen Blatt der Stielquerschnitt. Durch Diffusion dringt stets Luft von Außen ein und im Innern wird fortwährend Wasserdampf gebildet, so daß die Blasenausscheidung, ceteris paribus, so lange fortdauert, als die Spreite genügend erwärmt und ausreichend mit Wasser versorgt wird.

Im Jahre 1874 stellte auch Barthélemy[1]) in Montpellier Beobachtungen an Nelumbo an. Über die Gasausscheidung in den heißen Tagen des Juli und August schreibt er: „Le dégagement gazeux peut être tel qu'il donne, dans les cuves contenant les plantes, l'aspect et le bruit d'un véritable bouillonnement. C'est par centaines de litres par minute qu'on pouvait estimer l'air qui s'échappait ainsi dans l'intérieur des cuves.“ Er macht auf die gute Ausbildung der Interzellularen bei Nelumbo aufmerksam und teilt unter anderm mit, daß es beim Einblasen in den Stiel gelingt Luft durch das Rhizom hindurch zu pressen und zum Austritt aus der Spreite eines anderen Blattes zu veranlassen. Der von Merget angegebene Maximaldruck, unter dem noch Gas ausgeschieden werden kann, wird von Barthélemy bestätigt, indem er noch 2 und 3 dm unter Wasser einen Blasenaustritt konstatierte. Ebenso bestätigt er die schon von Delile gesehene Gasausscheidung während der Nacht. Das am Tage aus-

1) A. Barthélemy, De la respiration et de la circulation des gaz dans les végétaux. Ann. sc. nat. 1874, V. Sér., Tome XIX, pag. 131.

geschiedene Gas wird sauerstoffreicher gefunden als die atmosphärische Luft. Bezüglich der Temperatur, die ein besonntes Blatt annehmen kann, werden einige Angaben von Martins[1]) zitiert. Ein in eine besonnte Spreite eingewickeltes Thermometer zeigte hiernach im Mittel 31,37°, das Thermometer frei an der Sonne aufgehängt aber 25,46°; im Schatten zeigte das in das Blatt eingewickelte Thermometer 20,97°, das freie 19,88°. „Il résulte, pour les feuilles exposées et pour celles qui sont à l'ombre, une différence de tension dans les gaz intérieurs qui peut être considérable. De là un mouvement circulatoire de l'air entrant par les stomates de certaines feuilles, sortant par d'autres, à travers le réseau aérien de la feuille et les canaux du pétiole et de la tige, et dont le sens pourra varier suivant la différence des pressions intérieures." Man sieht hieraus, wie wenig tief Barthélemy in das Verständnis der Erscheinung eingedrungen war.

Durch Einführung der Spreite eines an der Pflanze befindlichen Blattes in eine mit Wasser gefüllte Glocke über das Niveau des Wasserspiegels beobachtete derselbe Autor „un des plus curieux phénomènes de la physiologie végétale. Une quantité incroyable de gaz se dégage par plaques, soit du disque, soit de toute la surface de la feuille . . . On peut ainsi recueillir, suivant la grandeur de la feuille et l'intensité de la succion, de un à plusieurs litres d'air par minute". Werden jedoch alle anderen Blätter dieser Pflanze ganz unter Wasser getaucht, so hört die Gasausscheidung auf, um wieder zu beginnen, wenn die Blätter von neuem über den Wasserspiegel emportauchen. Die Analyse zeigte in dem ausgeschiedenen Gas fast stets mehr Stickstoff als in der Luft, was Barthélemy veranlaßt, die Erscheinung aufzufassen als „un simple jeu de la pression atmosphérique compliqué de phénomènes de diffusion par les petites ouvertures", denn der größere Stickstoffgehalt „est d'accord avec les lois de la diffusion des gaz par les petites ouvertures". Da aber diese ungemein energische Gasausscheidung schon bei den schwächsten Druckdifferenzen (2 bis 3 mm Wasser) sich einstellt, so ist an einen Diffusionsvorgang nicht zu denken, um so mehr als dieser stärkere Stickstoffgehalt auch auf viel einfacherem Wege sich erklären läßt.

Bei Goebel[2]) finden wir die beiläufige Angabe, daß in Blattstielen von Nelumbo auch ein negativer Druck herrschen kann; da

---

2) Martins, Note sur la somme de chaleur efficace nécessaire à la floraison du Nelumbium speciosum. Bull. soc. bot. de France, Tome IV, pag. 652.

2) K. Goebel, Pflanzenbiologische Schilderungen II, pag. 251, 1891.

die ausführlichen Mitteilungen sich auf Nymphaea beziehen, so werden wir später auf sie zurückkommen.

Im Jahre 1910 veröffentlichte Ohno[1]) eine Arbeit „Über lebhafte Gasausscheidung aus den Blättern von Nelumbo nucifera Gaertn.“, welche das bereits Bekannte bestätigt. Folgende Punkte verdienen es besonders hervorgehoben zu werden. Die im wesentlichen vorhandene Übereinstimmung der Zusammensetzung des ausgeschiedenen Gases und der atmosphärischen Luft wird durch Zahlenbelege erhärtet. Als Überdruck, unter dem die Blasen ausgeschieden werden, beobachtete Ohno mehrere Zentimeter Wasser, im Maximum 10,8 cm; er erhielt also lange nicht so hohe Werte wie Barthélemy bei Besonnung und Merget bei künstlicher Erwärmung, was vielleicht mit der Verwendung einer Zwergform zusammenhängt. Aus dem früher Mitgeteilten, speziell aus den Versuchen L. Dufour's folgt, daß die Blasenausscheidung aufhören muß, wenn die Außenluft reich an Wasserdampf wird; die experimentelle Bestätigung für das Nelumbo-Blatt gab nun Ohno, indem er durch Überstülpen eines Trichters oder einer Glasglocke über die Spreite die Blasenbildung zum Stillstand brachte. Nach Dufour ist die Größe der porösen Wand ohne Einfluß auf die erreichbare Druckdifferenz und es ist daher verständlich, daß diese sich nicht änderte, als Ohno den größten Teil der Spreite mit Vaseline bestrich. Die Erklärung Ohno's deckt sich im Prinzip mit derjenigen von Kundt. Wir haben die letztere früher schon besprochen, so daß wir jetzt nicht mehr darauf zurückzukommen brauchen. Gewisse Unrichtigkeiten bei der Erwähnung der Versuche Dufour's hängen wohl damit zusammen, daß Ohno die Originalarbeiten nicht durchgesehen hat.

Neu sind zwei Experimente, die ohne Erklärungsversuch angeführt werden. „Eine sehr merkwürdige Erscheinung beobachtet man, wenn man eine Kältequelle der Blattfläche nähert. Ich verfuhr dabei folgendermaßen: Ein großes Becherglas wurde mit Eisstückchen und Wasser gefüllt (das Thermometer zeigte in einem Abstande von 1 cm vom Boden des Glases entfernt quer gehalten nach $1^1/_2$ Minute eine Temperatur von 24^0 C bei 31^0 Zimmertemperatur) und mit dem Boden in verschiedenen Abständen von einer Blattspreite gehalten“. Während der Druck im Zimmer bei 31^0 16—18 mm Wasser betrug, stieg er bei Annäherung des Becherglases ohne vorherige Volumenkontraktion auf 30 mm.

---

1) Ohno, Über lebhafte Gasausscheidung aus den Blättern von Nelumbo nucifera. Zeitschr. f. Bot. 1910, 2. Jahrg., pag. 641.

Die Erscheinung erklärt sich meines Erachtens dadurch, daß infolge der Abkühlung der Außenluft die Spannung des Wasserdampfes außen verringert wurde. Auch die Thermodiffusion müßte in gleichem Sinne wirken.

„Ein sehr interessanter Versuch läßt sich ausführen, wenn man .... einige Tropfen Äther auf die Oberseite der Blattspreite gießt. Es entsteht dann sofort ein starker negativer Druck, dem ebenso plötzlich ein starker positiver Druck folgt. Der Wechsel des Druckes geht in wenigen Sekunden vor sich." Der Vorgang erklärt sich meines Erachtens folgendermaßen. Anfänglich befindet sich über dem Blatt Ätherdampf, im Blatt aber nicht; da nun, wie wir früher sahen, der Äther durch eine poröse Scheidewand nur halb so rasch diffundiert als Wasserdampf und auch bedeutend langsamer als Luft, so muß offenbar ein negativer Druck entstehen. Sobald aber das Blatt selbst mehr Äther enthält als die umgebende Luft, so muß der Druck natürlich positiv werden und so lange anhalten, als Äther im Innern vorhanden ist.

Aufzuklären bleibt noch die Angabe von Merget, daß aus der Spreitenmitte nur dann Blasen austreten, wenn hier die Temperatur niedriger ist als in der übrigen Spreite. Da dieses Verhalten weder vor noch nach Merget konstatiert oder diskutiert worden ist und da mir Nelumbo nicht zur Verfügung stand, so werde ich später bei Besprechung von Nymphaea auf diesen Punkt zurückkommen.

II.

Wir wenden uns jetzt zu den Beobachtungen, die an Nymphaea angestellt worden sind.

Dutrochet[1]) beschreibt seine Versuche folgendermaßen: „Je plongeais dans un bocal plein d'eau une feuille de Nymphaea possédant une partie de son pétiole coupé transversalement. L'extrémité coupée de pétiole étant dirigée en bas, j'observais, à cette extrémité inférieure, le dégagement de l'air par les ouvertures béantes des tubes pneumatiques, ce dégagement d'air n'avait lieu que pendant le jour, sous l'influence de la lumière; il cessait pendant la nuit. Cette expérience était faite à la lumière diffuse. . . . Si la feuille du Nymphaea n'émet de l'air par l'extrémité coupée de son pétiole que lorsque le limbe de la feuille est submergé, cela provient de ce que le

1) Dutrochet, Réplique à M. Raffeneau-Delile au sujet de la respiration du Nelumbium. Ann. sc. nat., II. Sér., Tome XVI, pag. 337.

contact de l'eau occasionne l'occlusion des stomates nombreux qui existent sur ce limbe. L'oxigène versé à l'intérieur des organes pneumatiques où il s'accumule sans cesse sous l'influence de la lumière, ne trouvant plus d'issue par ces stomates, est forcé de s'évacuer par la seule issue qui lui est ouverte, c'est-à-dire par les ouvertures des tubes pneumatiques à la section du pétiole. Le limbe de la feuille étant replacé dans l'atmosphère, les stomates s'ouvrent et livrent à l'air accumulé dans les organes pneumatiques une issue plus facile que celle de l'extrémité inférieure du pétiole par laquelle il sortait auparavant; car, pour sortir, il avait là à vaincre la pression d'une colonne d'eau d'une certaine élévation,"

Im Jahre 1867 publizierte Lechartier[1]) eine Reihe von Experimenten, die er im Monat August an Nymphaea-Pflanzen an ihrem natürlichen Standort, „en pleine rivière", also unter normalen Vegetationsbedingungen angestellt hatte. Um Mittag trennte er an einem völlig untergetauchten Exemplar eine dem Wasserspiegel ziemlich nahe Spreite vom Stiel und sah nun sofort aus dem zurückbleibenden, mit der Pflanze zusammenhängeuden Stielende reichlich Blasen austreten, die auch dann noch zum Vorschein kamen, als das Stielende 26 cm unter Wasser getaucht wurde. Die Gasausscheidung dauerte während des ganzen Nachmittages im diffusen Licht, hörte erst bei völliger Dunkelheit auf und begann am anderen Morgen gegen 8,30 Uhr wieder von neuem. Die von Lechartier ausgeführte Gasanalyse ergab 12 % O und 88 % N; auch dauerte die Gasausscheidung fort, als alle Spreiten entfernt waren.

Aus einer Pflanze mit nur Schwimmblättern wurde nicht so leicht Gas ausgeschieden. „La face supérieure des feuilles étant en contact avec l'atmosphère, la force élastique du gaz intérieur n'est pas supérieure à la pression atmosphérique." Es schieden sich daher erst Blasen aus, als das mit der Pflanze zusammenhängende Stielende in einem mit Wasser gefüllten Gefäß über das äußere Niveau gehoben wurde. Bei einer Druckverminderung von 10 cm Wasser erfolgte eine heftige Ausscheidung von Gas, das viel weniger O enthielt als die atmosphärische Luft (7,7—9,7 % am Vormittag, bis 16,8 % am Nachmittag); ferner waren die ersten Gasproben jeweils CO_2 ärmer als die folgenden (z. B. I. Probe 0,5 %, V. 2,5 %, X. 2,4 %). „Ces analyses montrent donc bien que les gaz ont été puisés dans les couches profondes et

---

1) G. Lechartier, Sur le mouvement des gaz dans les plantes aquatiques. Ann. sc. nat. 1867, V. Sér., Tome VIII, pag. 364.

vaseuses de l'eau", und einleitend bemerkt er, „que indépendamment des gaz qui peuvent être puisés dans l'eau par les feuilles, il y a des gaz qui sont absorbés soit par les racines, soit par la tige, et qui traversent la plante pour être exhalés par les feuilles".

Barthélemy, den wir schon bei Nelumbo erwähnten, macht in der gleichen Arbeit auch Mitteilungen über Nymphaea. Im Gegensatz zu Nelumbo fand er hier keinen Gasaustritt aus den Spreiten „parce qu'elles sont dépourvues de villosités cuticulaires, et, par conséquent, d'air condensé". Auf die naheliegende wahre Ursache werden wir bald zurückkommen. Barthélemy führte ferner das Ende eines mit der Pflanze zusammenhängenden Stieles in eine mit Wasser gefüllte Glocke über das Außenniveau und erhielt eine lebhafte Ausscheidung von Gas (½ Liter in einigen Minuten) von der Zusammensetzung O 12,5 %, N 87,5 %. „Ces dégagements de gaz par des séctions du pétiole me semblent prouver seulement que l'atmosphère intérieure était arrivée à une tension plus grande que celle de l'atmosphère extérieure". Der massenhafte Gasaustritt zeigt, daß Barthélemy mit einer Pflanze operierte, die Schwimmblätter besaß; der Erklärungsversuch allerdings ist, wie wir gleich sehen werden, gänzlich mißglückt. Ferner wird mitgeteilt, daß „les stomates dans l'air et pour de faibles variations de pression, laissent sortir les gaz intérieurs et ne permettent pas à l'air de rentrer". Diese Angabe, die auch Pfeffer[1]) erwähnt, stützt sich auf folgenden Versuch[2]), der wahrscheinlich mit einer an der Pflanze befindlichen Spreite des oben erwähnten Exemplares mit Schwimmblättern ausgeführt worden ist. „J'ai placé la feuille, sans la toucher, sous une cloche à robinet pleine d'air. J'ai enfoncé la cloche, le robinet étant ouvert; une partie de l'air a été ainsi chassée. J'ai fermé ensuite le robinet, et, la cloche ayant été soulevée, j'ai produit une succion de 15 centimètres environ. Le niveau ayant été marqué sur la cloche, on l'a vu s'abaisser d'abord rapidement, puis plus lentement, de sorte que trois heures après le niveau était redevenu le même qu'à l'extérieur. On a alors enfoncé la cloche de manière à produire une pression égale à la succion précédente, et le niveau est resté à peu près invariable pendant le même laps de temps". Das bei Saugung ausgetretene Gas enthielt am Morgen 5—6 %, am Abend bis 28 % O.

Während Lechartier die Gase in den „couches profondes et vaseuses de l'eau" geschöpft werden läßt, meint Barthélemy, daß die

1) Pfeffer, Pflanzenphysiologie I, pag. 179.

2) Barthélemy, l. c. pag. 160.

Zusammensetzung der Gase doch kaum mit dieser Ansicht sich vereinbaren lasse und daß diese wohl meistens aus dem Wasser entnommen würden. „Ces gaz puisés par les racines, seraient nécessairement à une pression supérieure à celle de l'atmosphère et viendraient s'accumular dans le rhizome, qui est ordinairement poreux et gorgé en effet de gaz. De là ils se répandraient dans le pétiole et dans le limbe de la feuille, où les stomates serviraient à leur mouvement naturel.“ Und damit ja kein Zweifel aufkommen kann, sagt er zum Schlusse nochmals „Que les stomates . . . ont pour but de laisser exhaler au dehors les gaz intérieures; tandis qu'ils sont en général disposés de manière à les empêcher de rentrer“.

Negative Drucke wies K. Goebel[1]) in Nymphaeen nach. „An einem trüben Herbsttage wurden Blattstiele von Nymphaea rubra und N. stellata unter Quecksilber abgeschnitten (nahe der Wasseroberfläche) und so, daß die Blattstiele möglichst aufrecht gehalten wurden. Es ergab sich, daß die feineren Interzellularräume bei allen untersuchten Blättern mit Quecksilber injiziert wurden, selbst bei 60 cm langen Stücken ließen sich die Quecksilberfäden bis an die Blattspreite hin verfolgen.“ Die Erklärung sieht Goebel darin, daß, bei der starken Reduktion der Assimilation und dem Fortdauern der Atmung (die Wasserwärme in dem Nymphaeenbassin betrug 25°), der Sauerstoff der Interzellularen zum großen Teil aufgebraucht und die bei der Atmung gebildete Kohlensäure von den Zellen absorbiert wurde. Nach Bunsen ist der Absorptionskoeffizient

der Kohlensäure 1,24 bei 8,4° C
des Sauerstoffes 0,04 bei 8,3° C.

Über das Vorkommen positiver Drucke zitiert Goebel eine briefliche Mitteilung von Sachs, wonach jedesmal ein lebhafter Blasenstrom hervorkam, wenn von besonnten Pflanzen Blattstiele tief unter Wasser abgeschnitten und die Schnittfläche bis auf 3—5 cm unter die Wasseroberfläche gehoben wurde. Die Ursache wird in der Assimilation gesucht.

Die in der Literatur vorhandenen Angaben über Gasströme in Nymphaeen und die sie bedingenden Ursachen sind also sehr verschiedenartig. Die einen wollen z. B. Ströme beobachtet haben von der Spreite zur Wurzel, die andern von der Wurzel zum Blatt; dieser findet eine Blasenausscheidung nur, wenn die Spreite submers ist, jener auch, wenn sie über den Wasserspiegel emporragt; ein Autor

1) Goebel, Pflanzenbiologische Schilderungen II, pag. 251, 1891.

erklärt den Ausgleich einer Druckdifferenz durch die Stomata für unmöglich oder sehr schwierig, ein zweiter läßt ihn leicht erfolgen; als Ursache des Innendruckes wird die Assimilation bald bestimmt angenommen, bald ebenso bestimmt in Abrede gestellt. Erneute Versuche mit Nymphaea schienen daher wünschenswert.

Infolge der Sauerstoffbildung bei Beleuchtung ist eine Druckzunahme in den Interzellularen von Nymphaea a priori zu erwarten und die von Dutrochet und Sachs vertretene Ansicht erscheint daher sehr plausibel. Man begreift auch, daß nach Untertauchen des Blattes der Innendruck sich leichter geltend machen wird, weil eben dann ein direkter Ausgleich mit der Atmosphäre nicht möglich ist. Es läßt sich die Gasausscheidung aus einem abgeschnittenen, untergetauchten Blatt natürlich noch mehr erleichtern, wenn man das Stielende in einer mit Wasser gefüllten Bürette etwas über das umgebende Niveau emporhebt. Das Aufhören und Wiedereinsetzen der Blasenbildung, je nachdem man in diesem Versuch das Blatt verdunkelt oder dem Licht aussetzt, zeigt deutlich, daß wir es hier mit dem Assimilationsvorgang zu tun haben. Auch wird der reiche Sauerstoffgehalt der aus solchen Blättern austretenden Blasen von Dutrochet ausdrücklich hervorgehoben. Eine Folge der Assimilationstätigkeit ist es ferner, daß das Gas, welches Barthélemy aus an der Pflanze befindlichen Blättern erhielt, am Abend bis 28 % O aufwies, während es am Morgen nur 5—6 % enthielt.

Wie leicht ersichtlich muß bei alleiniger Tätigkeit der Atmung der Sauerstoffgehalt sinken. So erwähnt Pfeffer[2]) eine Angabe von Dutrochet[2]) wonach Wurzeln von Nuphar luteum, trotz des stark entwickelten Interzellularsystems nur 8 % O enthielten; andererseits bemerkt er aber gewiß mit vollem Recht, daß unter normalen Verhältnissen das eingeschlossene Gas nie aus reinem Stickstoff besteht und daß die diesbezüglichen, auf die Blätter von Pontederia und Typha sich beziehenden Angaben von Barthélemy auf einem Irrtum beruhen. Ist die Versuchsanordnung so getroffen, daß das analysierte Gas nicht nur aus assimilierenden, sondern auch aus bloß atmenden Pflanzenteilen stammt, so kann unter Umständen ein relativ geringer Sauerstoffgehalt ebenso wenig verwundern, als ein verhältnismäßig hoher Prozentsatz an Kohlensäure, was bei den Analysen von Lechartier und Barthélemy zu berücksichtigen ist.

---

1) Pfeffer, l. c. pag. 188.
2) Dutrochet, l. c. pag. 175.

Spielt auch die Assimilation bei den Gasströmungen im Nymphaea-Blatt zweifellos eine nicht unwesentliche Rolle, so ist sie doch nicht der einzige Faktor, der in Betracht fällt. Von dem Vorhandensein einer weiteren Kraft, welche in einem Teil der erwähnten Versuche eine Blasenausscheidung bewirkte, kann man sich am einfachsten auf folgende Weise überzeugen.

Man führe den Stiel eines abgeschnittenen Blattes von Nymphaea alba in eine mit Wasser gefüllte Bürette über das umgebende Niveau, während die Spreitenoberseite in Luft sich befindet; bei einer bestimmten Verminderung des auf dem Stielende lastenden Druckes treten aus ihm kontinuierlich zahlreiche Blasen aus. Die Druckverminderung, die nötig ist um einen regelmäßigen Blasenaustritt zu veranlassen, erreicht sehr verschiedene Werte, bald 2, 3, 4 oder 5 cm Wasser, in anderen Fällen aber auch 13, 15 oder noch mehr Zentimeter Wasser. Diese Gasausscheidung hört sofort auf, wenn die Spreitenoberseite mit Vaseline bestrichen oder unter Wasser getaucht wird und beginnt alsbald von neuem, wenn man die untergetauchte Spreite wieder an die Luft bringt. Die Blasenausscheidung wird ebenfalls sofort sistiert, wenn der Überdruck aufhört. Ob man hier noch von Diffusion reden will, ist Geschmackssache. Versteht man unter Diffusion das langsame, ohne Einwirkung äußerer Kräfte erfolgende Eindringen zweier Körper ineinander, so gehört unser Vorgang zweifellos nicht hierher. Bekanntlich pflegt man aber oft den Begriff weiter zu fassen und auch auf den in irgend einer Weise erfolgten Durchtritt von Gasen durch poröse Scheidewände auszudehnen. In unserem Falle handelt es sich einfach um ein Durchpressen von Luft durch das Blatt, indem der Außendruck auf der Seite der Spreite größer ist als auf der Seite des Stielendes. Auch erfolgt die Erscheinung ebensogut in Blättern mit dürrer, wie in solchen mit turgeszenter Spreite, ein Beweis, daß der Gehalt der Interzellularen an Wasserdampf keine Rolle spielt und daß die hygrometrische Diffusion nicht in Betracht fällt.

Die sehr verschieden starke Blasenausscheidung, die sich in verschiedenen Nymphaea-Blättern bei demselben Überdruck beobachten läßt, ist somit durch die verschiedene Gangbarkeit der Interzellularen oder der Spaltöffnungen bedingt. Bezüglich der Stomata behauptet Barthélemy, wie wir schon hörten, daß sie den Gasen wohl den Austritt, nicht aber den Eintritt erlauben. Er hatte nämlich auf die in Luft befindliche Spreite eines Blattes einen negativen Druck ausgeübt und dabei Gas austreten sehen, während bei Ausübung eines positiven Druckes kein Gaseintritt erfolgt sein soll. Ich habe diesen Versuch

in der von Barthélemy angegebenen Weise wiederholt. Ein Nymphaea-Blatt mit langem Stiel wurde abgeschnitten, die Schnittfläche des Stiels oberhalb des Wasserniveaus befestigt und über die auf dem Wasser schwimmende Spreite eine Glocke gestülpt. Die Glocke wurde so weit gehoben oder gesenkt, daß die über der Spreite befindliche Luft unter einem negativen oder positiven Druck von 11 cm Wasser sich befand. In beiden Fällen hatte sich die Niveaudifferenz in einigen Stunden ausgeglichen. Ähnlich verhielt sich ein Blatt, das an der Pflanze sich befand; der Druckausgleich durch das Rhizom und die übrigen Blätter hindurch war schon in einer Stunde erfolgt. Diese Resultate zeigen, daß die Stomata des Nymphaea-Blattes der Luft sowohl den Ein- wie auch den Austritt erlauben und daß somit die anders lautende Angabe Barthélemy's auf einem Irrtum beruhen muß. Auch bei meinen Versuchen blieb übrigens die Niveaudifferenz einmal erhalten, als die Spreite durch ein ungeschicktes Manipulieren ganz mit Wasser bedeckt worden war; auf dieses oder ein anderes Versehen werden die Ergebnisse Barthélemy's zurückzuführen sein.

Das von Dutrochet supponierte Spiel der Spaltöffnungen, welches wir Eingangs erwähnten, und das auch nach den an anderen Pflanzen gemachten Beobachtungen von Mohl und Kohl nicht unverständlich gewesen wäre, findet ebenfalls nicht statt. Die Stomata turgeszenter Blätter von Nymphaea alba und Nuphar luteum schließen sich nach meinen Befunden weder in Wasser, noch in Rohrzucker oder Glyzerin. Es stimmt dies durchaus mit den Angaben von Leitgeb und Haberlandt[1]).

Wenn also die beobachtete Verschiedenheit in der Durchlässigkeit des Durchlüftungssystemes nicht auf einen aktiven Verschluß der Spaltöffnungen zurückzuführen sein kann, so muß die Ursache entweder in einem passiven Verschluß oder in einer Herabsetzung der Leitungsfähigkeit der Interzellularen der Spreite oder des Stiels bestehen. Über den anatomischen Bau der Spaltöffnungen der Nymphaeaceen schreibt Haberlandt[2]): „Bei Nymphaea alba und thermalis finden wir wieder die vorgezogenen äußeren Cuticularleisten, den trichterförmigen Porus und den vollständigen Mangel der inneren Cuticularleisten. Bemerkenswert ist die schon von Leitgeb hervorgehobene Tatsache, daß die Bauchwände der Schließzellen, welche bogig in die Innenwände übergehen, an älteren Spaltöffnungen in ihrer

1) Haberlandt, Zur Kenntnis des Spaltöffnungsapparates. Flora 1887, Nr. 7.

2) Haberlandt, l. c. pag. 6.

ganzen Ausdehnung verdickt sind. . . . Etwas abweichend dagegen sind die Spaltöffnungen von Nuphar luteum ausgebildet. Es zeigt sich hier eine Annäherung an die typische Querschnittsform der Schließzellen, indem die unverdickt bleibenden Bauchwände sich vorwölben und so eine Zentralspalte bilden. Dieselbe ist aber so breit, daß sie niemals geschlossen werden kann." Die biologische Bedeutung des charakteristischen Baues der Spaltöffnungen sucht Haberlandt[1]) bekanntlich in einer Schutzeinrichtung gegen die kapillare Verstopfung der Spalten mit Wasser. „Daß die Stomata der Schwimmpflanzen dieser Gefahr besonders ausgesetzt sind, ist ja selbstverständlich. Andererseits kann zwischen den scharfen Kanten der die Spalte begrenzenden Kutikularleisten das Wasser blos in Form eines sehr wenig widerstandsfähigen Häutchens festgehalten werden. Dasselbe wird sehr leicht platzen, oder auch bald durch Verdunstung verschwinden."

Einen reichen Gasaustritt bei schwachem Überdruck beobachtete ich regelmäßig bei gesunden, turgeszenten Blättern, deren Spreite nicht benetzt war und deren Stiel ich erst kurz vor dem Versuch von der Pflanze losgetrennt hatte. Unter verschiedenen Umständen, besonders wenn die Blätter längere Zeit untergetaucht wurden, kann eine partielle Injektion der Luftwege erfolgt und damit der Widerstand beträchtlich angewachsen sein. Einige Beispiele mögen dies erläutern.

Ein Blatt von Nymphaea, das erst bei einem Überdruck[2]) von 13 cm Wasser Blasen aus dem Stiel austreten ließ, zeigte die Blasenausscheidung schon bei 4 cm Überdruck als der Stiel um 10 cm verkürzt worden war. Oft ist das vorhandene Hindernis leicht zu beseitigen. So begann bei einem anderen Blatt die Blasenausscheidung erst bei 8 cm Überdruck, erhielt sich aber dann auch noch bei 4 cm. Es mögen hier vielleicht Wasserhäutchen zwischen den Spaltöffnungen oder in den Luftkanälen sich befunden haben, welche leicht platzten und dann die freie Gaszirkulation ermöglichten. Ein Blatt, das längere Zeit unter Wasser gehalten worden war, ließ auch bei 19 cm Überdruck nur sehr wenig Gas passieren; da nach Abschneiden der Spreite die Durchlässigkeit dieselbe blieb, so mußten die Interzellularen des Stieles bedeutende Verstopfungen aufweisen. Sind dagegen die Interzellularen des Stieles völlig durchlässig, so ist eine Verkürzung desselben bedeutungslos, da

1) Haberlandt, l. c. pag. 8.

2) Unter „Überdruck" verstehe ich die vertikale Erhebung des offenen Stielendes über das äußere Wasserniveau. Die an der Mündung der Luftgänge sich geltend machende Meniskenwirkung habe ich der Einfachheit wegen vernachlässigt, was ja, da es sich hier nur um relative Werte handelt, wohl erlaubt ist.

eben, bei der großen Weite des Durchlüftungssystems, die in Betracht fallenden Längendifferenzen keine Rolle spielen. Über eine praktische Verwertung von Blütenstielen, ägyptischer Nymphaeen berichtet Raffeneau-Delile[1]: „j'avais vu vendre, au marché du Caire, de longs pédoncules de fleurs de Nymphea, qui servaient à des fumeurs. Ils détruisaient le fond de la fleur, la remplissait de tabac allumé, et aspiraient la fumée par l'extrémité opposée du pétiole."

Sind die Interzellularen der Spreite leicht durchlässig, so tritt die Blasenausscheidung ein, sobald auch nur ein kleiner Teil der untergetaucht gehaltenen Spreite über das Wasser hervorragt; es ist hierbei gleichgültig, auf welche Stelle des Blattrandes dieser Kontakt mit der Atmosphäre sich bezieht, dagegen erfolgt der Luftdurchtritt im allgemeinen, aus leicht ersichtlichen Gründen, am lebhaftesten, wenn die Spreitenmitte aus dem Wasser hervorragt.

Was wir für Nymphaea alba berichtet haben, gilt im allgemeinen auch für Nuphar. Der Widerstand verstopfender Wassersäulchen zeigte sich z. B. in folgenden Versuchen. Durch einen Nuphar-Blattstiel, der die Gase leicht zirkulieren ließ, konnte auch bei einem Überdruck von 40 cm Wasser keine Luft gepreßt werden, als das freie Stielende einen Moment mit Wasser in Berührung gekommen war. Bei einem andern Blatt sank die Durchlässigkeit für Luft nach Abschneiden der Spreite um ein mehrfaches des anfänglichen Betrages, weil beim Durchschneiden des Stieles die Mündungen der Interzellularen mit Wasser verstopft worden waren. Bei schwer durchlässigen Blättern befinden sich die Verstopfungen bald im Stiel, bald in der Spreite, was leicht daraus hervorgeht, daß bei vorsichtigem Abschneiden der Spreite in den einen Fällen ein reicher Gasdurchtritt durch den Stiel erfolgt, in anderen Fällen dagegen nicht.

Auch durch ganze Pflanzen von Nymphaea und Nuphar zirkuliert die Luft bei einem geringen Überdruck. Wenn man an einem an der Pflanze befindlichen Blatt die Spreite abschneidet und das Stielende in einer mit Wasser gefüllten Bürette etwas über das äußere Niveau emporhebt, so entsteht alsbald ein regelmäßiger Blasenstrom. Natürlich war auch in den entsprechenden Versuchen von Lechartier und Barthélemy die Ursache der Blasenausscheidung dieselbe, und das sofortige Aufhören des Gasaustrittes beim Untertauchen sämtlicher Blätter zeigt deutlich, daß der von Barthélemy zur Erklärung herbeigezogene höhere Innendruck keine Rolle spielt. Daß die Ana-

1) l. c. p. 329, wörtlich.

lyse des austretenden Gases, wie Lechartier und Barthélemy fanden, von derjenigen der Luft bedeutend abweichen kann, bedarf nach dem früher Gesagten keiner Erklärung mehr.

Die Nymphaeen-Blätter vermögen aber auch dann noch Blasen auszuscheiden, wenn auf Spreite und Stiel derselbe Druck herrscht und wenn jegliche Assimilationstätigkeit völlig ausgeschlossen ist. So ließ ein abgeschnittenes, auf Wasser von 35° gelegtes Blatt aus dem dicht unter dem Niveau befindlichen Stielende im Dunkeln reichliche Gasmengen austreten, welche das Volumen des Blattes um das Vielfache übertrafen. Nach einiger Zeit hörte die Gasentwicklung auf, stellte sich aber sofort wieder ein, als mit Hilfe eines Ventilators die Luft über der Spreite erneuert wurde. Die „hygrometrische Diffusion" läßt sich also auch hier deutlich feststellen. Über die Bedeutung der Erwärmung geben die folgenden Versuche Aufschluß. In ruhiger Luft erfolgte bei Schwimmblättern die Blasenausscheidung aus dem etwa ½—1 cm unter dem Niveau befindlichen Stielende bald bei einer Wassertemperatur von 25°, bald waren über 30°, über 40°, in einem Falle sogar 56° nötig (55° reichten noch nicht aus). Außer den schon früher namhaft gemachten Umständen, welche derartige individuelle Verschiedenheiten bedingen können, ist hier auch noch auf die Verwundung der Spreite aufmerksam zu machen, die bei Nymphaea und Nuphar sehr häufig vorkommt und durch die Erleichterung des Gasaustrittes einem erhöhten Innendrucke natürlich entgegen arbeitet. Einmal begonnen, erhält sich die Blasenausscheidung aber oft auch bei niederer Temperatur, was nach unseren früheren Mitteilungen leicht verständlich ist. Einen großen Einfluß hat, wie zu erwarten, der Feuchtigkeitsgehalt der Luft. Die in ruhiger Luft erfolgende Blasenausscheidung hört sofort auf, wenn ein Trichter dicht über die Spreite gehalten wird; umgekehrt kann die in ruhender Luft fehlende Blasenausscheidung sofort beginnen, wenn der Ventilator in Gang gesetzt wird.

Der Einfluß verschiedener Faktoren auf diesen Diffusionsvorgang läßt sich leichter an dem erzeugten Innendruck erkennen als an dem Beginn und der Intensität der Blasenausscheidung. In der folgenden Tabelle sind einige Zahlenwerte mitgeteilt, damit man sich eine Vorstellung machen kann von den tatsächlich erreichten Druckgrößen, von der Bedeutung der Temperatur und der Luftbewegung, und vor allem auch von den starken individuellen Verschiedenheiten. Die Spreiten ragten in ihrer natürlichen Stellung zum Teil ganz in die Luft, zum Teil schwammen sie auf dem Wasserspiegel, so daß ihre Oberseiten

bald ganz trocken, bald auch mehr oder weniger stark benetzt waren. Die erste Kolonne enthält die Temperatur des Wassers, auf dem die Blätter bei dem Versuch schwammen, die zweite und dritte geben den Innendruck in Zentimetern Wasser an, abgelesen an einem an der Schnittfläche des Stiels befestigten Manometer. In der zweiten Kolonne ist die Luft über der Spreite ruhend, in der dritten durch einen Ventilator bewegt. Diese und die folgenden Angaben beziehen sich immer, wo nichts besonderes bemerkt ist, auf Nymphaea alba, gelten aber, wenigstens in qualitativer Hinsicht, auch für Nuphar.

Temperatur des Wassers	Druck in cm Wasser		Temperatur des Wassers	Druck in cm Wasser	
	Luft ruhend	Luft bewegt		Luft ruhend	Luft bewegt
20° C.	0,1	0,3	25° C.	0,4	3,2
20° „	0,1	0,4	30° „	0,8	2,5
20° „	0,1	0,5	30° „	2,0	3,0
20° „	0,1	0,6	34° „	3,0	6,0
20° „	0,1	0,7	36° „	4,0	7,0
20° „	0,1	0,8	37° „	4,0	6,5
20° „	0,1	1,1	37° „	5,0	7,5
20° „	0,2	0,5	38° „	2,0	4,5
20° „	0,2	0,7	38° „	5,5	9,5
20° „	0,2	1,0	40° „	1,2	4,5
20° „	0,2	1,1	40° „	1,8	6,5
20° „	0,3	1,0	40° „	3,5	9,5
20° „	0,3	1,1	40° „	4,0	5,5
20° „	0,3	1,2	40° „	4,5	8,5
20° „	0,3	1,3	41° „	3,5	7,5
20° „	0,3	1,4	42° „	5,5	10,5
20° „	0,3	1,5	43° „	3,0	7,0
20° „	0,4	1,5	43° „	8,0	10,5
20° „	0,4	1,8	44° „	5,0	9,0
20° „	0,5	1,0	45° „	—	21,0
20° „	1,0	3,5	48° „	0,8	3,0
21° „	0,0	1,5	50° „	3,5	5,5
21° „	0,3	1,0	50° „	4,0	6,5
21° „	0,3	1,1	50° „	4,5	12,0
22° „	0,0	1,7	50° „	5,0	12,0
23° „	0,3	0,8	50° „	11,0	17,0
23° „	0,3	1,7			

Beim Überstülpen eines Trichters ging der Druck bedeutend zurück und beim Untertauchen der Spreite unter Wasser hörte er ganz auf.

Wird etwas Äther auf die Spreite gegossen, so entsteht zuerst ein negativer und gleich darauf ein positiver Druck, der natürlich ebenfalls nur kurze Zeit anhält. Es ließen sich auf diese Weise negative Drucke von 2 bis zu 13 cm Wasser und, mit Hilfe des Ventilators,

positive Drucke bis zu 16 cm Wasser erzielen. Auch durch bloßes Überhalten der offenen Ätherflasche über die Spreite entstand ein negativer Druck (bis 8 cm), dem nach Entfernen der Flasche ein bedeutend schwächerer positiver Druck (bis 2 cm) folgte.

Die Erklärung aller dieser Erscheinungen ist dieselbe wie bei Nelumbo, so daß wir hierauf nicht zurückzukommen brauchen. Mit dieser Deutung des Diffusionsvorganges stehen auch die folgenden Versuche im Einklang. Mit der Oberseite eines in Zimmerluft von 22° befindlichen Nymphaea-Blattes wurde eine mit einer Kältemischung (Eis und Kochsalz) gefüllte Schale in Berührung gebracht; der Druck stieg sofort von 0,0 auf 1,7, fiel dann aber rasch. Die Wiederholung des Versuches hatte eine Drucksteigerung von nur 0,9 zur Folge, und je öfter das Experiment wiederholt wurde, um so schwächer wurde der Ausschlag. Die Berührung der Oberseite mit einer Schale, die warmes Wasser (49°) enthielt, ließ keine Drucksteigerung erkennen; dieselbe trat jedoch augenblicklich ein (von 0,0 auf 1,5) als die Schale entfernt und damit die Blattoberseite freigelegt wurde. Die Erklärung ergibt sich von selbst aus dem bei Nelumba Mitgeteilten und daraus folgt auch, warum bei Berührung des noch warmen Blattes mit der Kältemischung der größte Ausschlag erzielt wurde (4,0 cm). Bei den geprüften Nuphar-Blättern waren die Ausschläge weniger stark, erfolgten aber natürlich im gleichen Sinne.

An dieser Stelle möchte ich noch auf ein Experiment von Merget mit Nelumbo-Blättern zurückkommen, das ihn wohl veranlaßte, die Gasausscheidung aus der Spreite für eine Thermodiffusionserscheinung zu halten und das mit unserem Erklärungsversuch in Widerspruch zu sein scheint. Nach Merget treten nämlich in der Spreitenmitte nur dann Blasen aus, wenn hier die Temperatur niedriger ist als in der übrigen Spreite. „En admettant cette explication comme plausible, il en resultait que l'eau du centre de la feuille, ayant uniquement pour effet de soustraire les tissus sous-jacents à l'action calorifique du foyer, son remplacement par de l'eau suffisamment chaude pour uniformiser la température du limbe devait arrêter toute émission gazeuse par les surfaces mouillées. C'est, en effet, ce résultat qu'on obtient, et l'on peut aller plus loin que cette expérience négative; car dans le cas où les bulles, se dégageant lentement sous l'eau froide, semblent retenues par une sorte de pédicelle gazeux qui les maintient en communication avec la masse d'air intérieure, par des affusions graduées d'eau chaude, on les voit progressivement disparaître, comme résorbées par les tissus dans lesquels elles rentrent.“ Da keiner der späteren Experimentatoren diese

Angabe nachgeprüft noch auch nur diskutiert hat, so wollte ich mir über diesen Punkt so gut als möglich Klarheit verschaffen. Weil mir Nelumbo nicht zur Verfügung stand, so suchte ich die Erscheinung bei Nymphaea hervorzurufen, in dem ich in die Spreitenmitte, über dem Stielende, mit einer Nadel Löcher stieß und diese mittlere Partie durch Einstellen in ein enges Becherglas unter Wasser tauchte, während die übrige Spreite in die Luft ragte. Dadurch, daß ich das Becherglas mit kaltem oder heißem Wasser füllte und das Glas samt dem Blatte auf den Tisch oder auf ein erhitztes Sandbad stellte, konnte ich die Temperatur der Spreitenmitte nach Belieben höher oder tiefer als die der übrigen Spreite wählen. Das Resultat war, daß bei genügender Erwärmung der übrigen Spreite aus der Mitte ein kontinuierlicher Blasenstrom austrat, gleichgültig, ob diese Mittelpartie in kaltes oder warmes Wasser tauchte; bei der Verwendung von warmem Wasser war der Blasenstrom sogar noch energischer. Dieses Verhalten war, wie leicht ersichtlich, vorauszusehen, wenn der zugrundeliegende Erklärungsversuch richtig ist. Ich zweifle nicht daran, daß man mit Nelumbo, bei richtiger Versuchsanordnung, das gleiche Resultat erhalten wird. Trotzdem brauchen die entgegengesetzten Angaben von Merget nicht fehlerhaft zu sein; es kann ja z. B. sehr wohl der beim Aufbringen von warmem Wasser übertragene Dampf die Diffusionsströmung so stark geschwächt haben, daß nun die Blasenausscheidung unterblieb.

Die Auffälligkeit der Gasausscheidung wird bei Nelumbo vor allem dadurch hervorgerufen, daß die Blasen aus der Spreite austreten und das auf derselben vorhandene Wasser in Bewegung setzen. Die besonderen Bedingungen, welche dies ermöglichen, sind die teller- oder trichterförmige Gestalt des Blattes, welche die Ansammlung von Wasser erlaubt und die weiten Ausfuhrgänge des Durchlüftungssystems am Grunde des Trichters. Beides fehlt bei Nymphaea und darum vermissen wir hier auch am intakten Blatte die leichte Sichtbarkeit des Phänomens. Denn daß die Intensität der Diffusionsströmung stark genug wäre, geht aus einem Vergleich der Zahlenwerte für beide Pflanzen deutlich hervor; zudem ist ja in dem oben beschriebenen Versuch der experimentelle Beweis für die Richtigkeit dieser Auffassung enthalten.

Bei der Ansammlung von Wasser am Grunde des Nelumbo-Blattes sind Einrichtungen zur Verhinderung einer Wasserverstopfung der Luftwege von besonderer Notwendigkeit. Die Nichtbenetzbarkeit der Spreite ist auch tatsächlich sehr stark ausgebildet, was schon Raffeneau-Delile erwähnt hat.

Daß der Gasaustritt unter Wasser aus den engen Ausfuhrgängen der Nymphaea-Spreite viel weniger leicht erfolgt als aus den weiten des Stiels, ist eine notwendige Folge der Kapillaritätsgesetze, und läßt sich zum Überfluß sehr einfach demonstrieren, indem man an dem einen Ende eines Kautschukschlauches eine sehr enge, am anderen eine weitere Kapillare befestigt und nun bald das eine, bald das andere Ende so hoch in einer mit Wasser gefüllten Bürette über das äußere Niveau emporhebt, daß eben Luft auszutreten beginnt. Durch Einblasen in den Stiel kann man übrigens aus unter Wasser gehaltenen Nymphaea- und Nuphar-Spreiten Luft meistens nicht nur aus Wunden, sondern auch aus den Spaltöffnungen zum Austritt veranlassen. Es repräsentiert dies bei etwas starkem Blasen einen Überdruck von 8—9 cm Hg. Es sind jedoch auch hier die individuellen Verschiedenheiten recht bedeutend, so daß sich oft ein doppelt so starker Überdruck noch als zu schwach erweist. Es kann daher nicht Wunder nehmen, daß der Diffusionsstrom aus untergetauchten Spreiten oder Spreitenteilen keine Luft zu pressen vermag.

Ganz anders liegen die Verhältnisse, wenn die Oberseite der Spreite an Luft grenzt; es werden dann, wie man sich mit Hilfe eines Wassermanometers leicht überzeugen kann, die kleinsten positiven oder negativen Druckdifferenzen, sowohl durch das Blatt, wie durch die ganze Pflanze hindurch rasch ausgeglichen und es folgt hieraus, daß derartige Druckverschiedenheiten für den Gaswechsel von Bedeutung sind. Ist z. B., was in der Natur leicht vorkommen kann, die Spreite *a* einer Nymphaea-Pflanze höher erwärmt oder stärker vom Wind getroffen als die Spreite *b*, so wird atmosphärische Luft bei *a* eintreten und Interzellularluft bei *b* austreten; auch kann natürlich, wenn die entsprechenden Bedingungen erfüllt sind, bei derselben Spreite an der einen Stelle ein Einstrom, an einer anderen ein Ausstrom erfolgen.

Im Verlauf dieser Untersuchungen konnte ich auch mehrfach die Entstehung von negativen Drucken feststellen. Ohne auf diesen Punkt näher einzugehen, seien nur einige mehr beiläufige Beobachtungen mitgeteilt. In einem Fall entstand bei Überleiten von Wasserdampf über ein auf Wasser liegendes Nymphaea-Blatt ein negativer Druck von 5 cm, was vermutlich wieder auf „hygrometrischer Diffusion" beruhte, nur daß hier die stärkere Strömung von innen nach außen gerichtet war. Kleinere negative Drucke, die bald in positive umschlugen, notierte ich mehrfach bei Einwirkung des Ventilators auf ein Blatt mit feuchter Oberseite. War endlich das Blatt ganz unter Wasser getaucht und nur schwachem, diffusem Licht ausgesetzt, so bildete sich in

seinem Innern in kurzer Zeit ein negativer Druck bis über 7 cm, der dann am Lichte, infolge der einsetzenden Assimilation, in einen positiven Druck überging. Die Druckverminderung dürfte in diesem letzten Falle darauf beruhen, daß die durch Atmung gebildete Kohlensäure leicht absorbiert wird, während bei der geringen Beleuchtung nur äußerst wenig Sauerstoff entsteht.

Es bedarf wohl kaum der Erwähnung, daß die in Rede stehende Diffusionserscheinung nicht auf die untersuchten Pflanzen beschränkt ist, sondern überall da sich finden muß, wo die Bedingungen für ihr Zustandekommen gegeben sind, und dies ist innerhalb und außerhalb des Pflanzenreiches vielfach der Fall. Eine biologische Bedeutung dürfte ihr allerdings nur unter besonders günstigen Umständen zu Teil werden, wenn die treibenden Kräfte besonders groß und die entgegenstehenden Widerstände besonders klein sind. Bei Wasser- und Sumpfpflanzen, die zum Teil in die Luft ragen und ein gut entwickeltes System weiter Interzellularen besitzen, wird man diese Bedingungen am ehesten erfüllt finden, während bei Landpflanzen mit engen Interzellularen einer Druckfiltration der Luft über längere Strecken zu große Widerstände entgegenstehen. Von Bedeutung können natürlich auch alle jene Faktoren werden, welche die Erwärmung der Spreite erleichtern und die Abführung des entstandenen Wasserdampfes durch den Wind fördern, wie z. B. die Gestalt und Lage der Spreite, ihre Stellung zu den auffallenden Sonnenstrahlen oder die Ausbildung von Anthocyan.

Morphologische und biologische Bemerkungen.

Von **K. Goebel.**

20. Radula epiphylla Mitt. und ihre Brutknospen.

(Mit 6 Abbildungen im Text.)

Die Bildung von „Brutknospen" (im weitesten Sinne des Wortes) tritt bekanntlich bei den Lebermoosen in noch reicherer Mannigfaltigkeit auf, als bei den Laubmoosen. Erst kürzlich hat H. Buch[1]) einen neuen merkwürdigen Fall endogener Brutknospenbildung bei einem foliosen Lebermoos beschrieben.

Die folgende kleine Notiz schließt sich an an Beobachtungen, welche der Verfasser an zwei epiphyllen javanischen Radula-Arten früher zu machen Gelegenheit hatte[2]). Es hatte sich dabei gezeigt, daß die blattbürtigen Brutknospen, die in Gestalt von Zellflächen auftreten, imstande sind, nach ihrer Trennung von der Radula-Pflanze als flacher Thallus weiterzuwachsen; erst an diesem Thallus, der die Brutknospe um ein Mehrfaches an Fläche übertreffen kann, entsteht dann die neue Pflanze aus einer großen, plasmareichen Randzelle (Initiale).

Auch die hier zu erwähnende, von Herrn Dr. K. Braun in Amani gesammelte Radula epiphylla[3]) wächst — wie schon der Speziesnamen besagt — als Epiphyt auf Blättern, auf denen sie große Flächen besiedelt. Diese Besiedelung kann erfolgen durch Sporen oder die eigenartigen Brutknospen. Offenbar ist die Verbreitung durch letztere eine recht ausgiebige. Es gelingt leicht, schon mit der Lupe auf den Baumblättern die diesen anhaftenden Brutknospen und die aus ihnen hervorgegangenen jungen Pflanzen wahrzunehmen. Keimende Sporen habe ich nicht angetroffen (vgl. unten).

Die Brutknospen sind dadurch eigentümlich, daß ihre Weiterentwicklung schon beginnt, so lange sie noch an der Pflanze festsitzen;

---

1) Hans Buch, Über die Brutorgane der Lebermoose. Dissert., Helsingfors 1911.

2) Goebel, Morphologische und biologische Studien, II. Über epiphytische Farne und Muscineen. Ann. du jardin bot. de Buitenzorg 1887, Vol. VII, pag. 51.

3) Herrn Dr. Braun möchte ich für die freundliche Übersendung des getrockneten Materials, Herrn F. Stephani für die Bestimmung bestens danken.

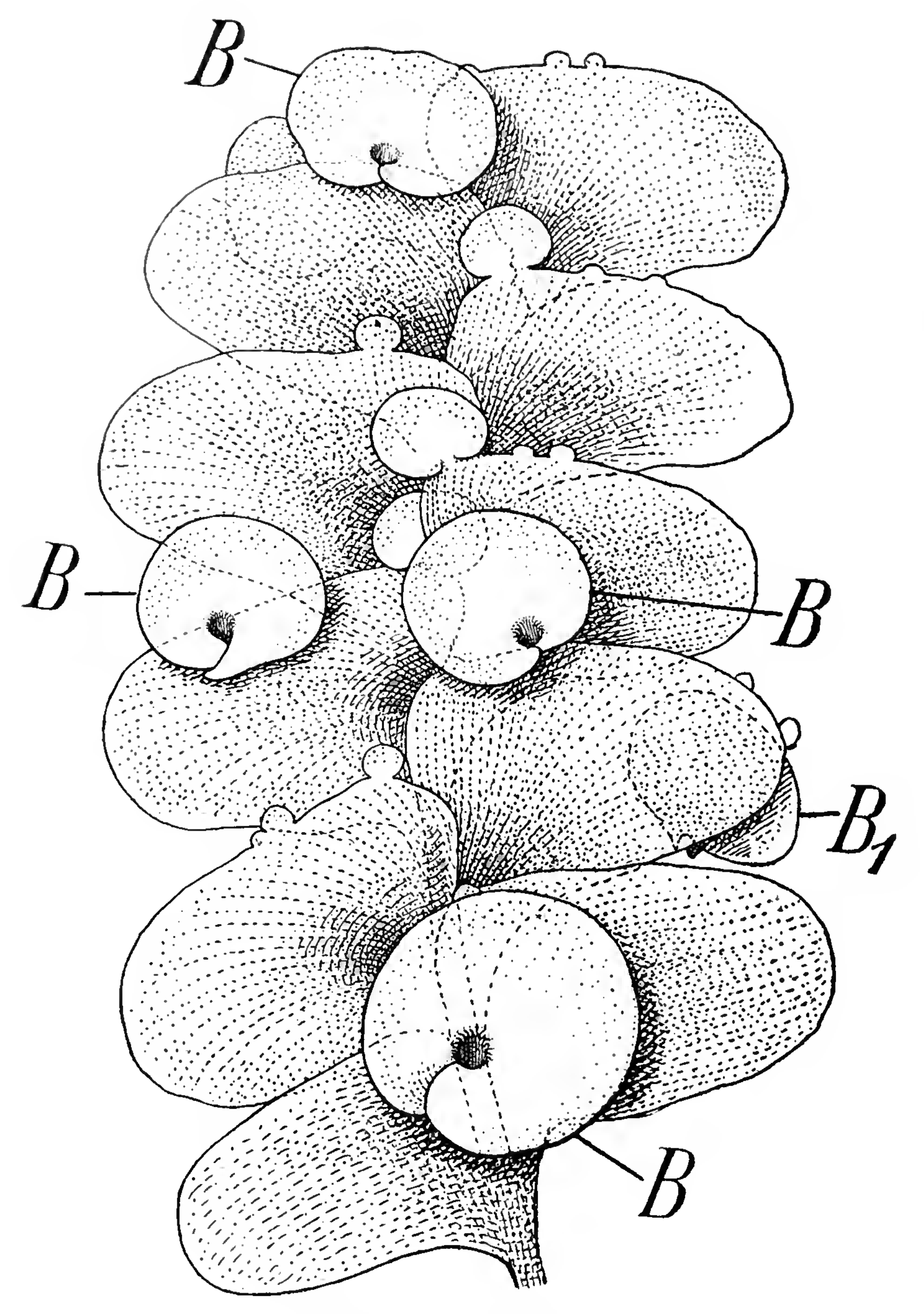


Fig. 1. Radula epiphylla. Habitusbild eines Stückes einer brutknospentragenden Pflanze, von oben gesehen. Auf den Blättern sitzen am Rande Brutknospen verschiedener Entwicklung, die größten sind mit B bezeichnet. B_1 eine nach unten gebogene Brutknospe. ca. 33fach vergr.

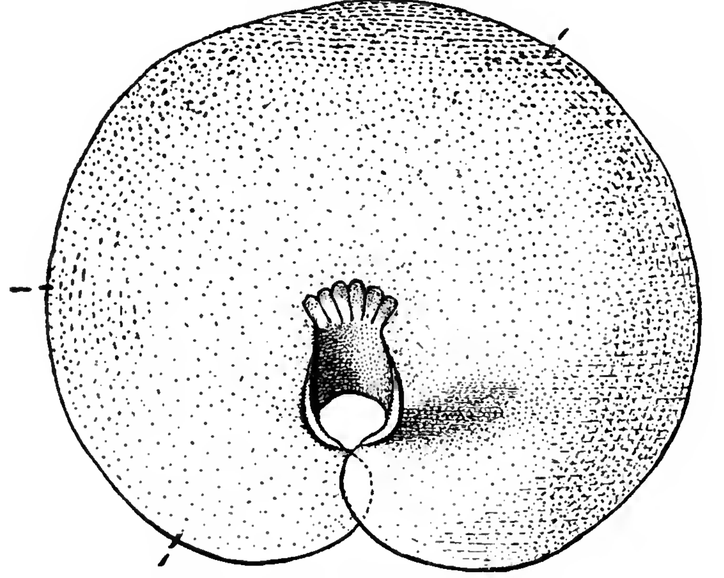


Fig. 2. Abgelöste Brutknospe, von unten gesehen. Die Lage der Initialen am Rande der Scheibe ist durch Striche angedeutet.

während bei Radula complanata u. a. die Brutknospen als wenigzellige Scheiben abfallen (sie bleiben etwa auf dem in Fig. 3, *II* abgebildeten Stadium stehen), werden sie bei Radula epiphylla zu großen ohrenförmigen Gebilden (Fig. 1, 2), die nach unten in einen von der Zellscheibe annähernd unter einen rechten Winkel sich ansetzenden schmäleren, auf einer Seite konkav eingebogenen Teil übergehen, dessen Basis in einige schlauchförmige, offenbar als Haftorgane dienende Zellen endigt (Fig. 2). Am Rande der Zellscheiben bemerkt man einzelne größere, plasmareiche Zellen, die Initialen für die Bildung der Keimpflanzen. Diese sind in wechselnder Zahl (3—5) vorhanden und keineswegs in annähernd gleichen Abständen verteilt.

Die Brutknospen entwickeln sich aus Randzellen (Fig. 3), die sich zunächst in eine Stielzelle und eine Körperzelle teilen. Letztere wird unter Teilungen, die nicht näher beschrieben zu werden

brauchen (Fig. 3, *II* stellt noch ein sehr jugendliches Stadium dar, die Zahl der Zellen steigt später bedeutend), zunächst zu einer ebenen Zellfläche. Da diese in ihrem oberen Teile und an ihrem äußeren Umfang bedeutend stärker wächst, als an ihrer Basis, so muß die Gestalt zustande kommen, die oben kurz beschrieben wurde.

Wenn die Brutknospe sich ablöst und durch Regen oder Wind verbreitet wird, wird ihr umgebogener unterer Teil als Anker zum Anheften dienen können, wie dies z. B. bei Ephemeropsis der Fall ist; andererseits bietet die große Fläche der Brutknospe, namentlich wenn sie feucht ist, eine gute Anheftungsmöglichkeit. Später treten auf der Unterseite der Brutknospe zahlreiche kleine Rhizoiden, namentlich nahe dem Rande, auf.

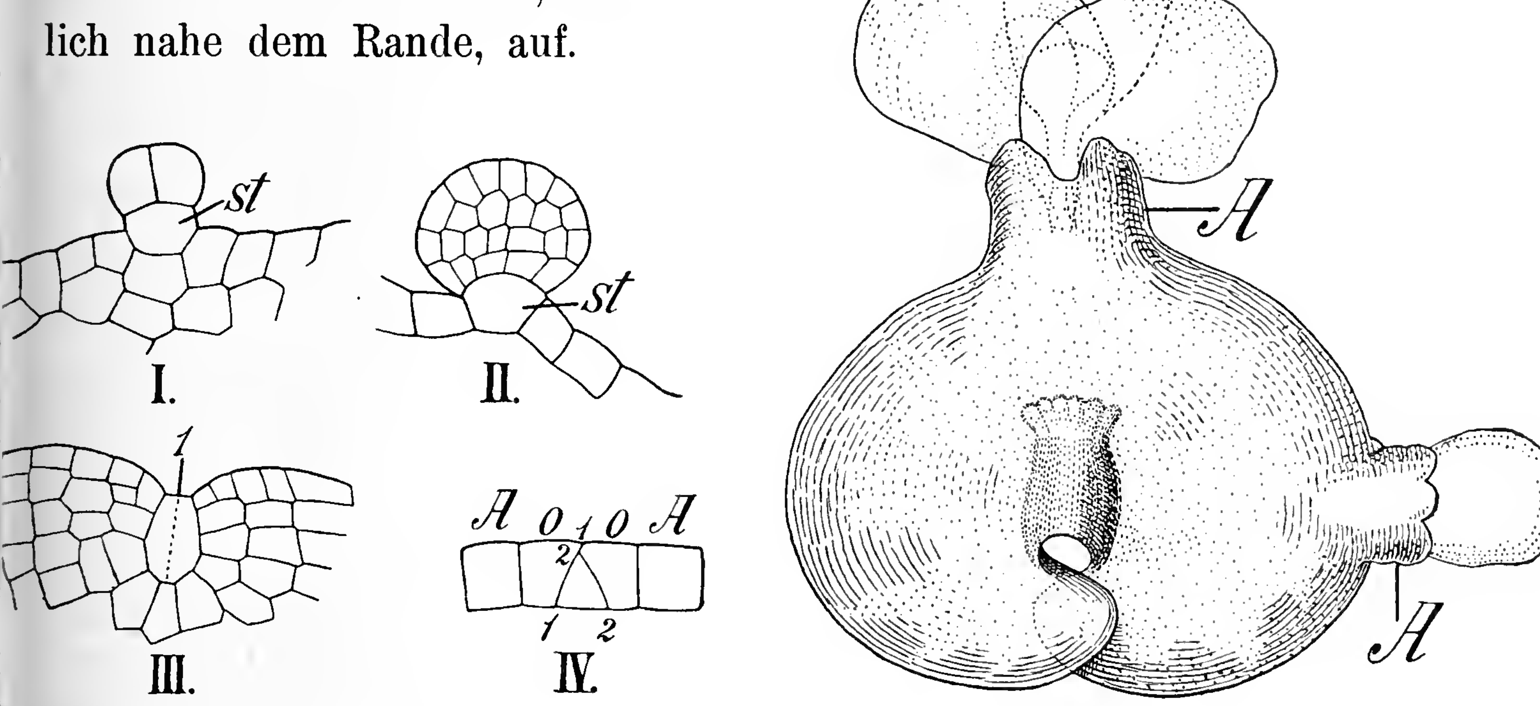


Fig. 3. Fig. 4.

Fig. 3. *I.* Stück eines Blattrandes mit junger Brutknospe, *st* deren Stielzelle. *II.* Etwas ältere Brutknospe. *III.* Eine Initiale des Brutknospenrandes mit den umgebenden Brutknospenzellen. Die Initiale ist schon durch die erste Wand (punktiert) geteilt. *IV.* Schema für die Teilung einer Initiale, diese von vorn gesehen gedacht; *1* und *2* die zwei ersten Teilungswände, aus den mit *o* bezeichneten Zellen gehen die zwei ersten Blätter, aus den benachbarten (*A*) die mit ihnen in Verbindung stehenden Auswüchse hervor.

Fig. 4. Gekeimte Brutknospe von oben (am Einschnitt sieht man den umgebogenen Basalteil der Brutknospe noch durchschimmern). Es sind zwei Keimpflanzen entstanden, welche ungleich weit entwickelt sind. Beide sind zuerst bedeckt von dem mit *A* bezeichneten „Auswuchs“.

Die sämtlichen Initialen oder nur eine davon können sich zu Keimpflanzen entwickeln, meist findet man an einer Brutknospe sämtliche Initialen in Teilung übergegangen, indes scheinen sich nicht immer alle Keimpflanzen regelmäßig weiter zu entwickeln.

Fig. 4 zeigt eine gekeimte Brutknospe mit zwei Keimpflanzen verschiedenen Alters.

Die Keimpflanzen entstehen scheinbar auf der Unterseite der Brutknospe; sie sind von einem in Fig. 4 mit *A* bezeichneten „Auswuchs“ der letzteren bedeckt, dessen Zellen in ihrer Beschaffenheit ganz denen der Brutknospe selbst gleichen.

Indes kann es kaum einem Zweifel unterliegen, daß die Auffassung, welche Leitgeb[1]) für die Entstehung der Keimpflanzen von dem aus der Spore hervorgegangenen „Vorkeim“ von R. complanata gegeben hat, auch hier zutrifft, allerdings nicht vollständig. Leitgeb betrachtet den „Auswuchs“ als zustandegekommen aus den Oberlappen der beiden ersten

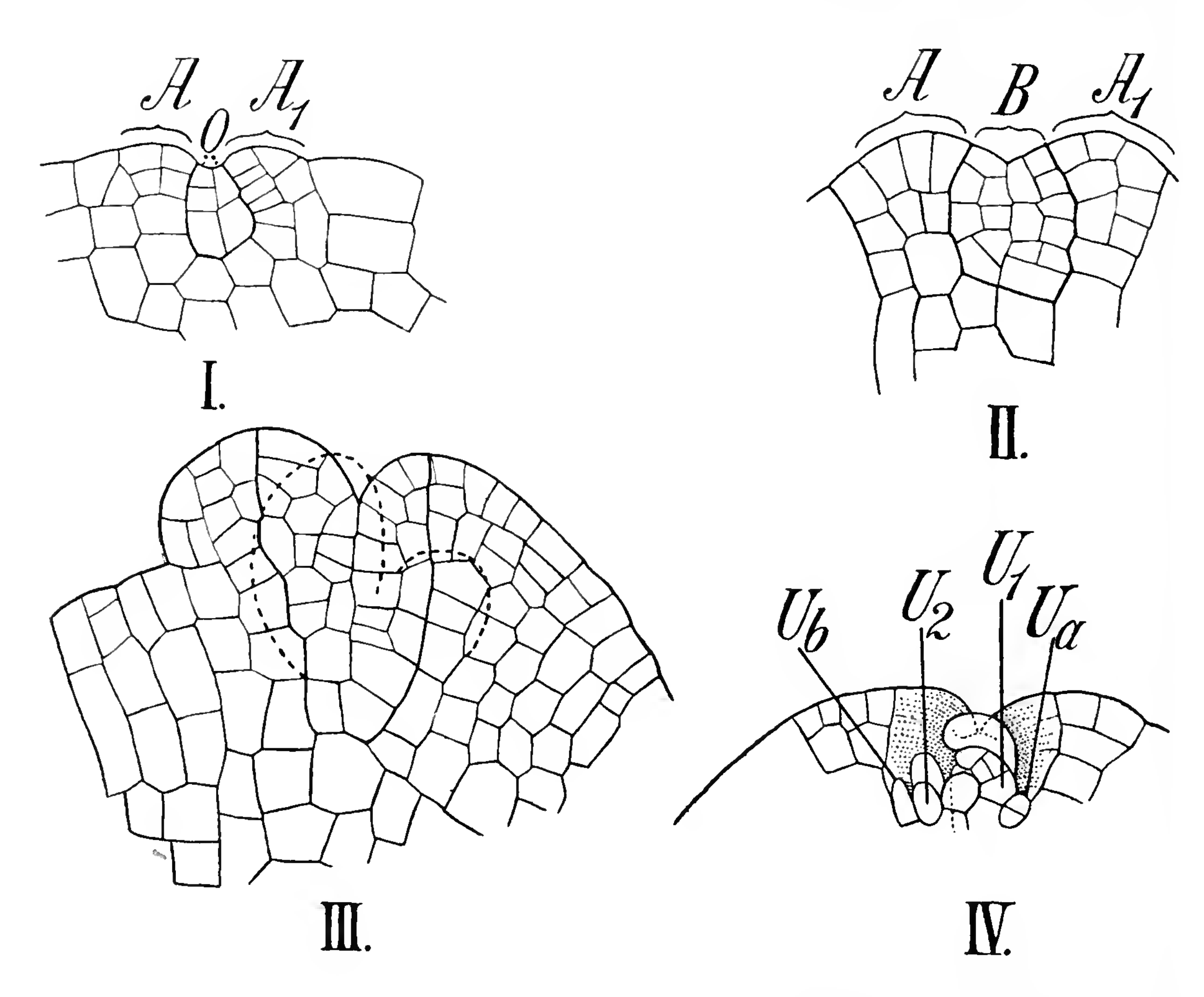


Fig. 5. *I.* Initiale mit angrenzenden Zellen. Die Initiale ist geteilt, die zwei Zellreihen geben die Oberlappen (*O*) der ersten Blätter ab; *A* Auswüchse der Nachbarzellen der Initiale. *II.* Älteres Stadium; die aus der Initiale hervorgegangenen Zellen stärker umrandet. *III.* Noch älter; unten schimmern die zwei nächst älteren Blätter der Brutknospe durch. *IV.* Etwas jüngeres Stadium, von der Unterseite der Brutknospe gesehen. *Ua*, *Ub* rudimentäre Unterlappen der beiden ersten Blätter, deren Oberlappen „kongenital“ verwachsen sind. U_1, U_2 Unterlappen der beiden nächstfolgenden Blätter.

Blätter der Keimpflanze, die aus einer randständigen Initiale hervorging. Dafür spricht einerseits die Tatsache, daß der „Auswuchs“ nicht flach, sondern nach der Oberseite der Brutknospe hin konvex gewölbt ist, andererseits kann man an seiner Spitze deutlich eine (der „Ver-

1) Leitgeb, Untersuchungen über die Lebermoose II, pag. 64.

wachsungsstelle") entsprechende Einkerbung wahrnehmen, und endlich findet man rechts und links neben der Basis der Keimpflanzen je eine Papille (*Ua*, *Ub*, Fig. 5, *IV*), welche das Rudiment eines Unterlappens darstellt.

Aber die Entwicklungsgeschichte zeigt, daß auch der Rand der Brutknospen sich an der Bildung des Auswuchses beteiligt.

In Fig. 5, *I* ist die Initiale durch eine Längswand geteilt, und ihre nach oben liegenden Tochterzellen (je eine dem Oberlappen eines Blattes entsprechend) durch zwei Querwände (links), resp. durch eine (rechts). Aber auch die der Initiale benachbarten Randzellen sind in Teilung eingetreten und haben die Auswüchse A und A_1 gebildet. Fig. 5, *II* (etwas stärker vergrößert als Fig. 5, *I*) zeigt ein älteres Stadium; die den (miteinander vereinigt bleibenden) Oberlappen zugehörigen Zellen sind jetzt noch von A und A_1 durch dichteren Inhalt und kleinere Zellen zu unterscheiden. Später ist dies nicht mehr möglich; in Fig. 5, *III* war nicht mit Sicherheit zu entscheiden, wo die Grenze zwischen den Blattoberlappen und den randständigen Auswüchsen der Brutknospen liegt; die stärker ausgezogenen Linien geben also nur vermutungsweise die Außengrenze der Oberlappen an.

Wir finden also, daß die Oberlappen später ohne scharfe Grenze in die Brutknospe übergehen, die sich an der Bildung des Auswuchses beteiligt. Es liegt eine „kongenitale" Verwachsung der beiden Oberlappen untereinander und mit den ausgewachsenen Randzellen der Brutknospe vor; die ersteren werden in ihrer Struktur von dem angrenzenden Gewebe der Brutknospe so beeinflußt, daß sie ihm äußerlich ganz gleichen. Dasselbe gilt wahrscheinlich auch für die früher (a. a. O. pag. 53) von mir beschriebenen Brutknospenkeimungen. Eine randständige Initiale für die Keimpflanze wurde auch bei ihnen (an dem thallosen Auswuchs, welcher bei der Keimung der Brutknospen zunächst entsteht) beobachtet. Ich glaubte aber damals, daß die Verschiebung auf der Unterseite nur durch Weiterwachsen der Thalluszellen, die der Initiale angrenzen, zustande kommen. Die feine Spalte der beiden „Auswüchse" betrachte ich jetzt mit Leitgeb als die „Verwachsungsstelle" der Oberlappen der beiden ersten Blätter, die hier von der Brutknospe aus vielleicht in ähnlicher Weise beeinflußt werden, wie dies in der Blattgestaltung einiger „Pfropfhybriden" der Fall ist. Daß die junge Pflanze durch den „Auswuchs", der sie in den ersten Entwicklungsstadien bedeckt, geschützt wird, bedarf kaum der Erwähnung.

In den systematischen Werken (vgl. Stephani, Species Hepaticarum, IV, pag. 221) sind die Brutknospen von R. epiphylla trotz

ihrer Größe (ich maß als größten Durchmesser 0,72 mm, als kleinsten 0,60 mm — sie sind also auch mit bloßem Auge gut erkennbar —) nicht erwähnt — eine Größe, die den Brutknospen anderer Radula-Arten gegenüber als eine riesige bezeichnet werden kann. Sie kommt, wie oben gezeigt, dadurch zustande, daß die Brutknospen sozusagen schon an der Pflanze auskeimen. Es ist nicht zu bezweifeln, daß vornehmlich diesen Brutknospen Radula epiphylla ihre weite Verbreitung in Afrika verdankt, wenngleich die Sporen- und Brutknospenkeimung höchstwahrscheinlich auch hier übereinstimmen wird und deshalb vielleicht einige der zahlreichen auf den Baumblättern sitzenden Brutknospen aus Sporenkeimung entstanden sein mögen.

Im Anschluß an die Beschreibung der Brutknospen mögen kurz noch einige andere Gestaltungsverhältnisse von Radula epiphylla erwähnt werden.

Fig. 6. *I.* Optischer Längsschnitt durch ein Stück eines Antheridienstandes. Getroffen ist ein Blatt, oberhalb dessen ein mit sehr langem Stiel versehenes Antheridium entspringt, weiter oben eine Papille. *II.* Ein Perianth mit befruchtetem Archegon. *A* Unbefruchtet gebliebene Archegonien. Der Stiel des Sporogons (punktiert) hat sich weit in das unterhalb des Archegons befindliche Sproßstück eingebohrt.

1. Verteilung der Sexualorgane. Radula epiphylla ist diözisch, andere Radula-Arten, wie Radula complanata, sind bekanntlich monözisch. Letzteres Verhalten erscheint mir, wie ich früher ausführte [1]), als das Ursprünglichere. Unterhalb des Perianths von Radula epiphylla finden sich zwei in ihrer Gestalt von den sonstigen vegetativen Blättern abweichende „Perichaetialblätter“ (Fig. 6, *II*). Namentlich ist für sie charakteristisch, daß die beträchtliche Größenverschiedenheit zwischen Ober- und Unterlappen hier fast ganz verschwunden ist. Diese Blätter

1) Goebel, Über sexuellen Dimorphismus bei Pflanzen. Biolog. Zentralbl. 1910, Bd. XXX, pag. 655.

gleichen im wesentlichen denen der Antheridienstände[1]). Sie stellen also der hier vertretenen Auffassung nach die Blätter dar, in deren Achseln ursprünglich die Antheridien standen. Während aber diese Blätter unterhalb des Perigons nur in Zweizahl auftreten, sind sie an den Antheridienständen in großer Zahl vorhanden. Sie bergen dort je ein Antheridium, dessen Stiel unnötig lang ist. Außerdem treten oberhalb des Antheridiums oft 1—2 Papillen an der Sproßoberfläche auf — ob sie Schleimpapillen oder verkümmerte Antheridien darstellen, mag dahingestellt bleiben.

2. Perianth und Calyptra. Das Perianth ist ursprünglich glockenförmig, mit gewelltem Rand. Seine langgestreckte Gestalt gewinnt es also offenbar durch interkalares Wachstum. — Der Begriff „Calyptra" bei den Lebermoosen ist am einfachsten nur funktionell zu fassen — als Hülle des heranwachsenden Embryos. Diese kann sehr verschieden zustande kommen, teils nur aus dem Archegonienbauch, teils aus diesem und dem Gewebe unterhalb des Archegoniums, teils fast nur aus letzterem[2]).

Radula gehört zum zweiten Typus. Bei Radula epiphylla befindet sich schon vor der Befruchtung unterhalb des Perigons ein auffallend hervortretendes Stengelstück. Dieses streckt sich nach der Befruchtung. Der Stiel des Embryo bohrt sich in dieses Sproßstück ein, während der Kapselteil von dem Archegoniumbauchteil umhüllt bleibt.

3. Blattbildung. Von dieser sei nur erwähnt das Vorkommen einer — bald hinfälligen — Schleimpapille auf der Spitze des Blattunterlappens, und die Tatsache, daß die Zellteilungen am spätesten erlöschen auf einer mittleren Partie der Unterseite der „Auricula". Hier entspringen dann auch die Rhizoiden, und diese Verteilung des Wachstums macht es wohl auch verständlich, daß bei anderen Radula-Arten eine starke Hervorwölbung der Auricula eintreten kann, wie ich sie früher, z. B. für Radula tjibodensis, beschrieben habe.

In den Blättern von Radula epiphylla trifft man öfters Zellen mit farblosem, anscheinend schleimigem Inhalt an. Ob es sich dabei — wie mir wahrscheinlich ist — um (durch Parasiten?) pathologisch veränderte Zellen handelt, ist an getrocknetem Material nicht wohl zu entscheiden.

---

1) Sie können auch Brutknospen tragen, was ich an den Hüllblättern des Antheridienstandes nie fand.

2) Vgl. z. B. das Verhalten von Gottschea Blumei, abgebildet in Goebel, Archegoniatenstudien X. (Flora 1906, Bd. XCVI, pag. 108).

Zusammenfassung: Radula epiphylla besitzt eigentümlich organisierte, dem epiphyllen Standort sehr gut entsprechende blattbürtige Brutknospen. Sie weichen von denen anderer Radula-Arten (soweit deren Brutknospenbildung derzeit bekannt ist) dadurch ab, daß sie noch vor dem Abfallen stark auswachsen und mehrere Initialen anlegen, aus denen neue Pflanzen hervorgehen können. Dabei findet eine eigenartige Verschmelzung von Blattlappen und Brutknospenauswüchsen statt.

Am Schluß der Notiz finden sich einige Bemerkungen über Antheridien, Calyptrabildung und Blattwachstum.

Berichtigung.

Von **K. Goebel.**

In seinem — manche interessanten Beobachtungen enthaltenden — Buche: „Die Vegetation des Untersee's“ [1]) kommt Dr. E. Baumann, pag. 436, auch auf die Morphologie von Utricularia zu sprechen. Er sagt darüber: „In bezug auf die morphologische Auffassung der eigentümlichen Pflanzengebilde von Utricularia sind die Ansichten geteilt. Goebel (a. a. O.) ging von der Voraussetzung aus, daß Blätter und Sprosse stets scharf getrennte Organe seien und erblickte auf Grund eines reichen Untersuchungsmaterials in dem Vegetationskörper der Utricularien ein einheitliches, reich differenziertes Blatt, dessen einzelne Teile nach ihrer verschiedenartigen Funktion auch eine verschiedenartige Ausbildung erfahren.“

Glück sei dagegen zu der Ansicht gelangt, daß Blätter und Sprosse keine scharfe Differenzierung aufzuweisen brauchen, und daß bei Utricularia eine wirkliche Grenze zwischen Blatt und Achse nicht bestehe.

Ich glaube, es ist kein unbilliges Verlangen, daß ein Autor, der die Auffassung eines andern anführt, dies auch richtig, und auf Grund eigener Vergleichung, nicht etwa nach einem mißverstandenen Referate

1) Stuttgart 1911.

eines anderen tut. Hätte Baumann meine Ausführungen über Utricularia selbst gelesen, so würde er sich überzeugt haben, daß sein Zitat (trotz des „a. a. O.") ein unrichtiges ist und daß ich vielmehr längst dieselbe Auffassung vertreten habe, die er Glück zuschreibt. Schon in meiner ersten Mitteilung über den Aufbau von Utricularia sind die Anschauungen, zu denen ich gelangt war, mit, wie ich glaube, nicht leicht mißzuverstehender Deutlichkeit dargelegt [1]). Es heißt dort, „daß hier (bei Utricularia) die Unterscheidung von Sproß und Blatt, an die wir sonst gewöhnt sind, überhaupt aufhört, wir haben Blätter vor uns, die in Organe auswachsen können, welche fast alle Charaktere eines Sprosses besitzen, während andererseits z. B. bei U. rosea lange blasentragende zylindrische „Ausläufer" an ihrer Spitze sich abflachen und zu einem „Blatte" werden. Auch ist ja nicht einzusehen, warum nicht ebensogut wie bei der Phyllocladienbildung ein Sproß in mancher Hinsicht den Charakter eines Blattes annimmt, umgekehrt auch ein Blatt den Charakter eines Sprosses annehmen sollte; eine scharfe Abgrenzung der verschiedenen Organkategorien ist ohnedies unmöglich". Oder später [2]): „Die flutenden „Sprosse" der Wasserformen dieser Gattung [3]) sind, ebenso wie die kriechenden Ausläufer der Landformen, wie ich nachgewiesen habe, Blättern homolog. Aber der Unterschied von Stamm und Blatt ist ganz verwischt, die den Blättern homologen Organe bringen Blüten und andere Sprosse hervor und wachsen unbegrenzt weiter, nur durch eingehende Vergleichung läßt sich konstatieren, daß sie offenbar hervorgegangen sind aus Blättern, die mit Spitzenwachstum begabt sind und sich in eigenartiger Weise weiter entwickelt haben. Dies zeigt uns, daß alle Unterschiede — so auch die von Sproß und Blatt — nur relative, nicht allgemein durchgreifende sind".

Wie kann man da sagen: ich sei von der Voraussetzung ausgegangen, daß Blätter und Sprosse stets scharf getrennte Organe seien!

---

1) Goebel, Der Aufbau von Utricularia. Flora 1889, Bd. LXXII, pag. 215. Vgl. auch die ausführliche Abhandlung in Ann. du jardin bot. de Buitenzorg, Vol. VII und Pflanzenbiologische Schilderungen II, 1891.

2) Organographie I, pag. 11, 1898.

3) Nicht aber, wie Baumann als meine Meinung angibt, der „Vegetationskörper". Zu diesem gehört u. a. auch der Keimsproß, welcher keineswegs ein „Blatt" ist.

Meine Anschauung über den Aufbau von Utricularia hat übrigens das Schicksal gehabt, das, wie es scheint, für allgemeinere morphologische Resultate typisch ist: sie wurde von einer Seite als Torheit verdammt, und schließlich — wenn überhaupt — falsch zitiert.

Dem gegenüber gewährt es einige Beruhigung, daß die späteren Studien von Glück und v. Lützelburg zu demselben Resultat geführt haben, das in meiner Abhandlung von 1889 ausgesprochen war. Auf die allgemeinen, mit dem Utricularia-Problem verknüpften Fragen wird an einem andern Orte näher eingegangen werden. Hier sollte nur an einem Beispiel gezeigt werden, daß die in der Hast unserer Zeit begründete Gewohnheit, nur die jeweilig neueste Literatur als Quelle zu benutzen, nicht selten zu unrichtigen Darstellungen führt.

Zusammenfassung: Wer zitiert, sollte richtig zitieren. Dr. Baumann hat dies „quoad Utriculariam" nicht getan.

Druck von Ant. Kämpfe in Jena.

Eingegangene Literatur.

1) L. Adamović, Die Pflanzenwelt Dalmations. Mit 72 Tafeln in Schwarzdruck. Leipzig 1911, Verlag von Dr. Werner Klinkhardt.

2) H. Cossmann, Deutsche Flora. 4. Aufl. Verlag von F. Hirt, Breslau. Preis: geb. M. 7,50.

3) P. Dannenberg, Zimmer- und Balkonpflanzen. 2. Aufl. Mit 38 Abbildungen. Verlag von Quelle & Meyer, Leipzig. Preis: geb. M. 1,25.

4) E. Erdner, Flora von Neuburg a. D. Augsburg 1911, Druck von J. Pfeiffer.

5) Handbuch für Naturfreunde. I. Band. Eine Anleitung zur praktischen Naturbeobachtung auf den Gebieten der Meteorologie, Geologie, Botanik und Blütenbiologie. In Verbindung mit Prof. Dr. O. Heineck, Dr. R. Karzel, Dr. E. Meyer und Prof. Dr. L. Weber herausgegeben von K. C. Rothe und Dr. Chr. Schroeder. XV und 285 Seiten 8°. Mit vielen Abbildungen. Kosmos, Gesellschaft der Naturfreunde, Stuttgart. Preis: geh. M. 3,50, geb. M. 4,20.

6) G. Hegi, Die Naturschutzbewegung und der schweizerische Nationalpark. Mit 18 Abbildungen. Zürich 1911, Verlag Art. Inst. Orell Füssli. Preis: M. 1,50.

7) C. Keller, Im Hochgebirge. Tiergeographische Charakterbilder. Mit 27 Abbildungen. Verlag von Quelle & Meyer, Leipzig. Preis: geb. M. 1,80.

8) E. Küster, Die Gallen der Pflanzen. Ein Lehrbuch für Botaniker und Entomologen. Mit 158 Abbildungen im Text. Leipzig 1911, Verlag von S. Hirzel.

9) G. Lindau, Die höheren Pilze (Basidiomycetes). (Kryptogamenflora für Anfänger, Bd. I.) Mit 607 Abbildungen im Text. Verlag von Julius Springer, Berlin. Preis: geh. M. 6,60, geb. M. 7,40.

10) J. P. Lotsy, Vorträge über botanische Stammesgeschichte, Band III, Cormophyta Siphonogamia, I. Teil. Mit 661 Abbildungen im Text. Jena 1911, Verlag von G. Fischer. Preis: M. 30,—.

11) W. Migula, Die Desmidiaceen. Eine Anleitung für Anfänger bei der Bestimmung dei am häufigsten vorkommenden Formen. (Handbücher für die praktische naturwissenschaftliche Arbeit, Bd. VI.) 65 Seiten und 7 Tafeln. Lex. 8°. Franckh'sche Verlagshandlung, Stuttgart. Preis: geh. M. 2,—, geb. M. 3,—.

12) Memorias do Instituto Oswaldo Cruz, Tome III, fasc. 1. Rio de Janeiro 1911.

13) M. Nußbaum, G. Karsten, M. Weber, Lehrbuch der Biologie für Hochschulen. Mit 186 Abbildungen im Text. Leipzig 1911, Verlag von W. Engelmann.

14) B. Plüss, Unsere Wasserpflanzen. Mit 142 Abbildungen. Freiburg 1911, Herder'sche Verlagsbuchhandlung. Preis: geb. M. 2,—.

15) E. G. Pringsheim, Die Reizbewegungen der Pflanzen. Mit 96 Abbildungen. Berlin 1912, Verlag von J. Springer.

16) A. G. Tansley, Types of British Vegetation. With 36 Plates and 21 Figures in the Text. Cambridge 1911, University press. Preis: Sh. 6,—.

17) W. Voss, Pflanzenzüchtung und Darwinismus. (Naturw. Zeitfragen, Heft 11.) Naturw. Verlag, Godesberg. Preis: M. 1,20.

18) H. Welten, Wie die Pflanzen lieben. Kosmos (Franckh'sche Verlagsbuchhandlung), Stuttgart. Preis: geh. M. 1,—, geb. M. 1,80.

19) F. Wigand, Mikroskopisches Praktikum. Mit Abbildungen. 160 Seiten. Naturw. Verlag des Keplerbundes, Godesberg-Bonn. Preis: M. 1,50.

20) G. Worgitzky, Lebensfragen aus der einheimischen Pflanzenwelt. Mit 15 schwarzen und 8 farbigen Tafeln, sowie 70 Abbildungen im Text. Verlag von Quelle & Meyer, Leipzig. Preis: M. 7,80.

21) O. Zacharias, Das Süßwasserplankton. 2. Aufl. Mit 57 Abbildungen im Text. Druck und Verlag von B. G. Teubner, Leipzig. Preis: geb. M. 1,25.

Die Beobachtung von Zoosporenbildung bei Vaucheria aversa Hass.

Von **Victor Birckner.**

(Mit 3 Abbildungen im Text.)

A. Eigene Beobachtungen.

Vor mehr als 3 Jahren, während ich im botanischen Institut der Universität Leipzig mit einigen Versuchen über Algenschwärmer beschäftigt war, machte ich eine Beobachtung, welche für den Systematiker nicht ohne Interesse sein dürfte[1].

Das für meinen damaligen Zweck geeignetste Material war eine Vaucheria-Spezies, welche in großer Menge in einem kleinen Wiesengraben südlich von Leipzig, dicht bei dem Orte Ötzsch, alljährlich im zeitigen Frühjahr zu finden ist.

Ich sammelte diese Spezies an jenem Orte zum ersten Mal Mitte Februar 1908, nachdem die Eisdecke gerade weit genug geschmolzen war, um ohne große Schwierigkeit der darunter wachsenden frischgrünen Algenrasen habhaft werden zu können.

Nach gehörigem Auswaschen im Laboratorium wurde die Alge in einer großen Glasschale mit Leitungswasser in der Nähe des Fensters (Ostseite) aufgestellt und mit einer Glasplatte bedeckt. Die mikroskopische Untersuchung ergab ausschließlich kräftige einzellige Schläuche, die ihrer Stärke nach Vaucheria clavata DC. vermuten ließen. Das Material war außerordentlich rein, jedenfalls völlig frei von ähnlichen Fadenalgen, die etwa zur Verwechselung hätten Anlaß geben können.

Am zweiten Morgen nach ihrer Übertragung aus dem fließenden Bach ins stehende Wasser begann die Alge reichlich Zoosporen zu bilden. Letztere waren von beträchtlicher Größe und ließen sich ohne Schwierigkeit mit bloßem Auge unterscheiden und in ihren Bewegungen verfolgen. Ihre Bildung erfolgte durch Abschnürung an den Fadenenden in der für die Gattung charakteristischen und oft beschriebenen Weise[2]. Die dunkelgrüne Zoospore zeigte deutlich einen durch-

1) Aus verschiedenen Gründen, besonders auch, weil ich längere Zeit die Absicht hegte, an die hier mitgeteilte Beobachtung eingehendere Untersuchungen über die Vaucherien anzuknüpfen, hat sich die Veröffentlichung bis jetzt hinausgeschoben.

2) Vgl. z. B. Walz, Jahrb. f. wissenschaftl. Bot. 1866, Bd. V, pag. 130 ff. — Götz, Flora 1897, Bd. LXXXIII, pag. 92 ff.

scheinenden Fleck von farblosem Protoplasma an ihrem vorderen Ende (übrigens ein gemeinsames Kennzeichen der Vaucherien der Gruppe Tubuligerae gegenüber den Corniculatae [1]).

Mit Hilfe eines Zeiß'schen binokularen Mikroskops bestimmte ich die Schwärmdauer der Zoosporen an diesem Material [2]). Dieselbe betrug im Mittel 45—50 Minuten und war nicht wesentlich verschieden in Kulturen, welche während der Schwärmerbildung verdunkelt worden waren.

Nachdem die Zoosporen zur Ruhe gekommen waren, begannen sie sehr bald auszukeimen, und die Keimlinge bildeten sogleich wieder Zoosporen. Diese Tätigkeit war äußerst lebhaft während der ersten 2—3 Tage, wurde dann allmählich schwächer, um nach etwa einer Woche ganz aufzuhören. Eine dicke Schicht von Zoosporenkeimlingen mehrerer Generationen bedeckte die Oberfläche des Kulturwassers. Fast schien es, als hätten die alten Fäden sich in ihrer Bildung erschöpft.

Die Kultur wurde aber unverändert an ihrem Fensterplatz stehen gelassen und nur von Zeit zu Zeit beobachtet. 3—4 Wochen nach der Aufstellung bemerkte ich die Bildung zahlreicher Geschlechtsorgane an den Fäden, deren Farbe äußerlich schon längst in ein mattes Gelbgrün übergegangen war. Im Sinne von Klebs [3]) dürfte diese späte Bildung der Sexualorgane im gegenwärtigen Falle wohl lediglich auf den reichlichen Lichtgenuß zurückzuführen sein.

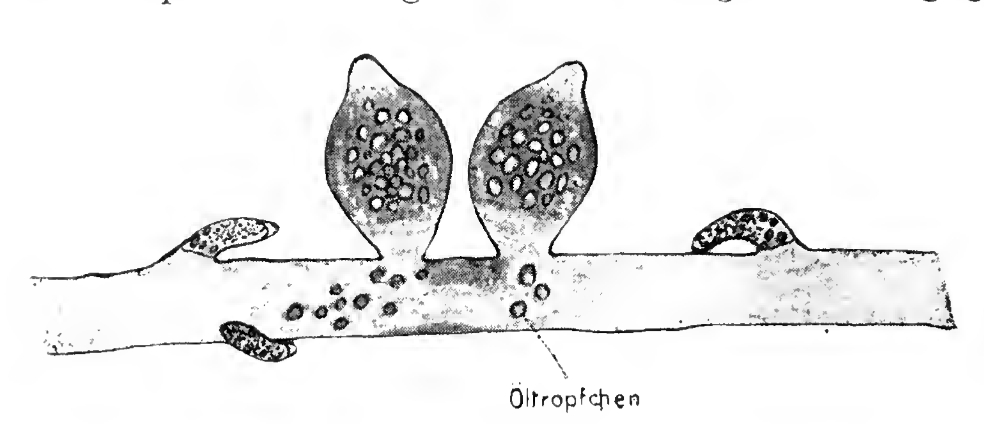


Fig. 1.

In Fig. 1 habe ich die Geschlechtsorgane kurz vor der Reife dargestellt. Das Freiwerden der Spermatozoen aus den kurzen, geraden Antheridien habe ich mehrfach bei Tage beobachten können. Ob die Befruchtung der Eizelle selbst auch bei Tage stattfindet, habe ich damals nicht näher untersucht. Fig. 2 zeigt die reife Oospore, welche frei im Innern ihres Oogoniums suspendiert ist. Die unter 2*a* dargestellte Zweizahl der Oogonien

---

1) Vgl. hierzu: Ernst, Beih. z. bot. Zentralbl. 1904, Bd. XVI, pag. 367.

2) Diese Untersuchung erfolgte auf Anregung von Herrn Geheimrat Prof. Dr. Pfeffer, dem ich für mancherlei wertvollen Rat bei der Ausführung zu Dank verpflichtet bin.

3) Klebs, Die Bedingungen der Fortpflanzung bei einigen Algen und Pilzen, pag. 96 ff. Jena 1896.

ist der typische Fall. Einzelne Oogone zwischen den Antheridien (Fig. 2 *b*) wurden auch öfters gesehen; eine Reihe von 4—5 Oogonien jedoch ließ sich nur ganz vereinzelt beobachten. Die Figuren wurden mit Abbe's Zeichenapparat vom frischen Material angefertigt; die Vergrößerung ist durchgehends 65 fach.

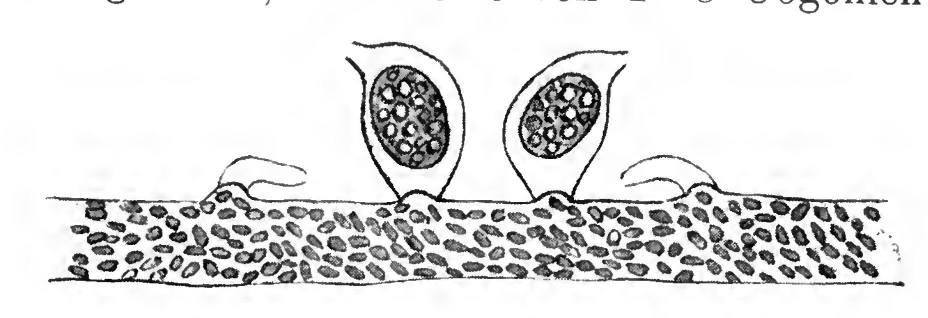


Fig. 2 *a*.

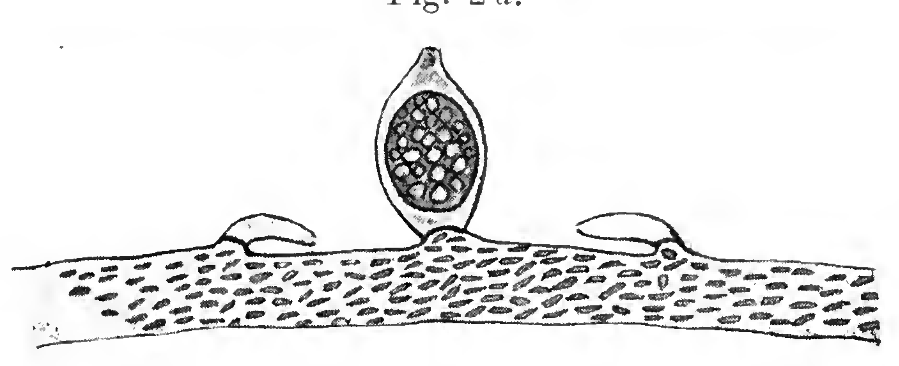


Fig. 2 *b*.

Aus der Gestalt der Geschlechtsorgane ergab sich auf den ersten Blick, daß die vorliegende Spezies nicht die vermutete V. clavata DC. war. Eine sorgfältige Messung der verschiedenen Organe ergab folgende Dimensionen:

	Fadendicke:	75—110 μ
Oospore	Länge:	95—130 μ
	Breite:	72—110 μ
Zoospore	Länge:	150—210 μ
	Breite:	110—160 μ

Hieraus und aus der Gestalt der Sexualorgane folgte ohne weiteres, daß die in Frage stehende Art mit V. aversa Hass. zu identifizieren ist.

B. Systematische Notiz.

Bekanntlich beruht die systematische Gliederung der Gattung Vaucheria in erster Linie auf der Beschaffenheit der Sexualorgane. Man hat nach diesem Prinzip die etwa 16 Arten umfassende Gattung in verschiedene Gruppen zerlegt, deren jede einen besonderen morphologischen Typus der geschlechtlichen Fortpflanzung darstellt. Für alle sicher definierten Arten ist irgend eine Form geschlechtlicher Fortpflanzung beschrieben worden.

Andererseits bildet aber Vaucheria, besonders seit Fr. Unger[1]), das klassische Beispiel für die Fortpflanzung durch frei bewegliche, ungeschlechtlich erzeugte Schwärmer, genannt Zoosporen. Eine andere Art asexueller Sporen, die unbeweglichen Aplanosporrn, welche bei manchen Arten an Stelle der Zoosporen gebildet werden, steht genetisch

1) Die Pflanze im Moment der Tierwerdung. Wien 1843.

offenbar in engem Zusammenhang mit diesen, obgleich nach Klebs[1]) die physiologischen Bedingungen ihrer Bildung andere sind.

Für fünf Vaucherien sind Zoosporen, für die meisten anderen diese Aplanosporen beobachtet worden. Nur bei drei der sicher bekannten Arten fehlt bis heute jede Kenntnis ungeschlechtlich erzeugter Sporen. Diese Arten sind:

V. aversa Hass. (Gruppe Tubuligerae),
V. terrestris Lyngb. (Gruppe Corniculatae),
V. de Baryana Wor. (Gruppe Anomalae).

Wie oben angeführt, habe ich die Zoosporen von V. aversa Hass. im Frühjahr 1908 bebachten können. In Anbetracht der zahlreichen Untersuchungen, welche speziell über diese Spezies vorliegen, ist es sicher merkwürdig, daß diese Beobachtung nicht schon früher gemacht worden ist. Allerdings muß ich bemerken, daß ich mit derselben Alge 2 Monate später (gegen Ende April) mit frisch von dem Standort entnommenem Material nur noch sehr schwache Schwärmerbildung erhielt. Offenbar waren die Fäden bereits im langsamen Absterben begriffen. Ich beobachtete auch reife Oosporen zwischen denselben, welche am natürlichen Standort gebildet worden waren, während nach längerem Stehen im Laboratorium keine weitere geschlechtliche Reproduktion mehr stattfand.

Der eingangs erwähnte kleine Graben scheint übrigens ein dauernder Standort dieser Alge zu sein. Wenigstens war dieselbe von Herrn Oberlehrer Paul Richter in Leipzig (dem ich selbst auch die Kenntnis dieses Standortes verdanke) seit Jahren regelmäßig dort beobachtet worden. Der einzige Konkurrent, der zur genannten Zeit in ansehnlicher Menge, jedoch in getrennten Rasen, neben dieser Vaucheria vorkam, war eine Spezies von Ulothrix.

C. Einige Bemerkungen zur Literatur.

Da ich beim Durchsehen der Literatur fand, daß die von verschiedenen Autoren gelieferten Beschreibungen und besonders Abbildungen dieser Vaucheria Spezies oft nicht unerheblich voneinander abweichen, sei es gestattet, hier noch auf diesen Punkt mit ein Paar Worten einzugehen.

Vergleicht man meine beigefügten Figuren mit den Abbildungen der älteren Bearbeiter, z. B. von Hassall[2]), Kützing[3]) oder Walz[4, 5]),

1) l. c. pag. 91 ff.

2) British Freshw. Algae 1852, Pl. VI, Fig. 5.

3) Tabulae Phycol. Vol. VI, Tafel LVIII, Fig. 4.

4) l. c. Fig. 25—27 der Tafeln.

5) Die Arbeit von de Bary (1856) habe ich leider bis jetzt nicht zu Gesicht bekommen können.

von denen jeder die Spezies selbst gesehen und selbständig dargestellt hat (Kützing nennt dieselbe freilich nicht V. aversa, sondern V. rostellata), so wird man in allen wesentlichen Punkten recht gute Übereinstimmung konstatieren können.

Dasselbe läßt sich dagegen nicht behaupten, wenn man den meinigen die Abbildungen von Oltmanns[1]) oder Götz (l. c. pag. 108) gegenüberstellt. Götz kopiert zwar die anerkennenden Worte, die Walz der Hassall'schen Wiedergabe der Spezies zollt, zieht es jedoch vor, seiner eigenen Arbeit eine jener recht unähnliche Figur (l. c. pag. 108) einzufügen. Wie aus seinem Artikel mit großer Wahrscheinlichkeit hervorgeht, hat er diese Spezies überhaupt nicht selbst gesehen und die erwähnte Abbildung ist offenbar den Oltmanns'schen Figuren frei nachgebildet. Oltmanns kam es an dem zitierten Orte wohl in erster Linie auf die Darstellung gewisser Details der Organentwicklung, und weniger auf eine scharfe Wiedergabe der äußeren Gestaltungsverhältnisse an. Die Monographie von Götz soll aber ihrer Anlage nach zugleich auch als systematischer Führer bei der Bestimmung dienen können. Der Verfasser hätte daher bei der Auswahl seiner Figuren etwas kritischer sein sollen. Die erwähnte Abbildung ist zum mindesten geeignet, den unbefangenen Leser irre zu führen. Für die Behauptung, daß der Schnabel des Oogoniums bisweilen nach unten gerichtet oder gar, wie in der Götz'schen Abbildung (l. c. pag. 108), gegen den Fuß hin umgebogen sein könne, habe ich in der Literatur, soweit sie mir zu Gebote stand, nirgends einen Beleg finden können. Auch Oltmanns geht auf dies (in seinen Tafeln dargestellte) Verhalten im Text seiner Arbeit nicht näher ein; offenbar, weil dasselbe für ihn, wie schon erwähnt, wenig in Betracht kam. Es wäre aber auch nicht unmöglich, daß die von ihm in jenem Falle beobachtete Art nicht die eigentliche Vaucheria aversa Hass., die mir zweifellos vorgelegen hat, sondern eine verwandte Art gewesen ist.

Übrigens will ich nicht versäumen hinzuzufügen, daß die von Götz (l. c.) auf pag. 109 gegebene Abbildung des einzelnen Oogoniums den wirklichen Verhältnissen recht wohl entspricht. Die zum Ausdruck gebrachte Streifung der Oogoniumwand, welche bereits von Walz (l. c.) dargestellt wurde, wurde auch von mir des öfteren beobachtet.

---

1) Flora 1895, Bd. LXXX, Tafel VI—VII, Fig. 16—22.

Berkeley, Kalifornien, Oktober 1911.

Frühblüte bei Knollenbegonien.

Von J. Doposcheg-Uhlár.

(Mit 4 Abbildungen im Text.)

Im Münchener botanischen Garten werden die Knollen der Knollenbegonien (Gartenhybriden) nach Ablauf der Vegetationsperiode zur Überwinterung in flache, mit Kohlenlösch angefüllte Kistchen

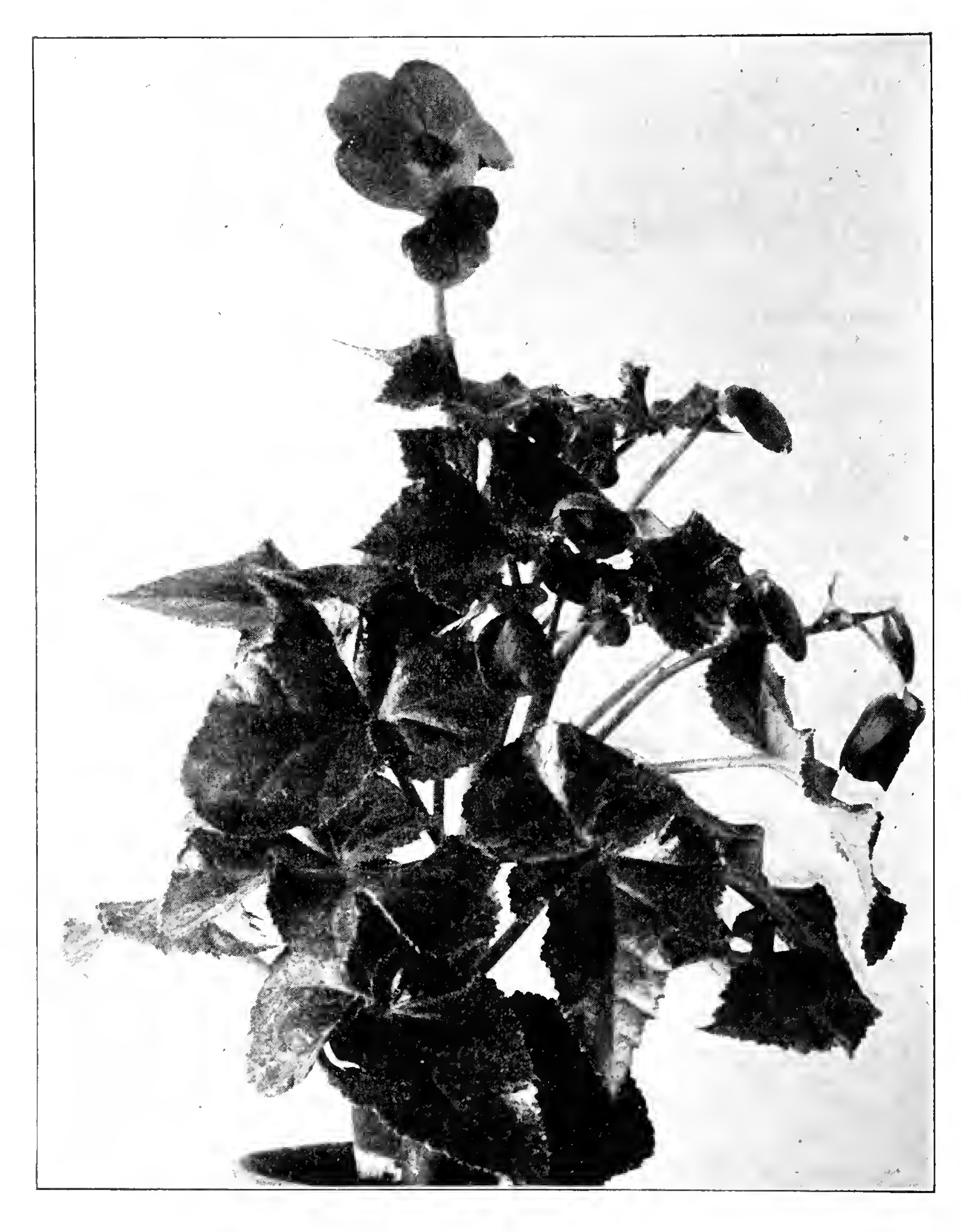


Fig. 1. Knollenbegonie. Normal entwickelte Pflanze. War nach Bildung zahlreicher Laubblätter in das blühbare Stadium eingetreten. (1/3 nat. Größe.)

gegeben und diese dann auf den unteren Etagen eines Warmhauses aufbewahrt.

Bei einer Besichtigung dieses Hauses anfangs Februar dieses Jahres bemerkte ich, daß in einer Kiste, welche in der dunkelsten Ecke des Hauses stand, mehrere Knollen, begünstigt durch die Wärme des gerade oberhalb derselben eintretenden Heizungsrohres, ausgetrieben hatten und bei näherem Zusehen fand ich auch einen Sproß mit drei großen und zwei kleinen, hellrot leuchtenden Blütenknospen (Fig. 2). Dieser etiolierte Blütensproß hatte eine Höhe von ca. 8 cm, seine Blattspreiten befanden sich entweder noch in der Knospenlage, oder, wenn entwickelt, waren sie höchstens 1 cm lang und dicht mit Haaren besetzt. An der Basis des Sprosses hatte noch eine zweite Knospe ausgetrieben, die aber erst ein Blättchen erzeugt hatte.



Fig. 2. Knollenbegonie. Im Überwinterungskasten aufgetretener blühreifer Sproß; er hat das Laubblattstadium übersprungen. An der Knolle nur alte vertrocknete Wurzeln, neu ausgetriebene Wurzeln fehlen. (Nat. Größe.)

Als ich die Knolle selbst untersuchte, fand ich an derselben nicht eine neue Wurzel; sie war nur von den vertrockneten Wurzeln des vergangenen Jahres dicht umgeben.

Die anderen etiolierten, frühzeitig emporgeschossenen Laubsprosse (7 von 31 im Kistchen befindlichen Knollen) schwankten zwischen 6 und 15 cm Höhe. An deren Knollen jedoch befanden sich junge 1—4 cm lange Wurzeln in ziemlicher Anzahl.

Da die ruhenden Knollen, um sie vor zu großer Austrocknung zu bewahren, zeitweise leicht begossen werden, konnten diese Laubsprosse mit den Wurzeln Wasser aufnehmen, während der Blütensproß ohne nennenswerte Wasseraufnahme zur Entwicklung gelangt war; denn durch die verkorkte Rinde der Knolle konnte nur sehr wenig Wasser

zur Aufnahme gelangen, das Wachstum und die Blütenbildung waren zum allergrößten Teile nur aus den in der Knolle abgelagerten Baustoffen erfolgt.

Es schien demnach, daß das Blühen der einen Knolle nur durch den Mangel an Wurzeln verursacht worden war, denn die übrigen äußeren Verhältnisse (Licht, Wärme, Luftfeuchtigkeit) waren ja für alle Pflanzen dieselben.

Das Unterbleiben der Wurzelbildung beruhte wohl auf irgendwelchen inneren Gründen, deren Ermittlung natürlich außer Betracht bleiben muß.

Der vorliegende Fall von Frühblüte bietet also wieder ein Beispiel für die von zahlreichen neueren Forschern[1]) aufgestellte Ansicht, daß für die Ausbildung des vegetativen Stadiums der Pflanzen andere stoffliche Bedingungen gegeben sein müssen, als für das Blütenstadium, — daß für ersteres speziell die durch das Wasser aufgenommenen Aschenbestandteile, für letzteres die Assimilate in Betracht kämen, wobei außerdem noch die Konzentration dieser beiden Komponenten ausschlaggebend sei.

Eine ausführliche Darstellung dieses Problems auf Grund der zur Klärung desselben vorgenommenen Versuche geben Goebel (1908, pag. 117, 192) und Jost (1908, pag. 440).

Das Auffinden der eingangs geschilderten blühenden Knollenbegonie gab mir den Anlaß zu einer Reihe von Versuchen, um den Fall im Rahmen der eben angeführten Arbeitshypothese zu prüfen.

Versuch I.

Die blühende Pflanze wurde von den alten Wurzeln gereinigt, in einen Topf mit leichter Erde übersetzt und im selben Hause auf eine obere Etage an das Licht gestellt (10. Febr.) und unter normalen Bedingungen kultiviert.

Das Resultat dieser Veränderung war, daß binnen kurzer Zeit die Blütenknospen abfielen. Dafür aber vergrößerten sich die Blattspreiten zusehends und die Blätter nahmen ihre normale Gestalt an. Fig. 3 zeigt die Pflanze nach 3 Wochen der veränderten Kultur. Sie war nur um ein Geringes in die Höhe gewachsen; in der Erde aber befanden sich an der Knolle zahlreiche neue Wurzeln bis zu 6 cm Länge.

War im Blütenstadium das Fehlen der Wurzeln als bestimmend für dasselbe erachtet worden, so hatten umgekehrt hier die Entwick-

1) Literaturnachweis am Schlusse.

lung des Wurzelsystems und die damit verbundenen stofflichen Veränderungen die Pflanze in das vegetative Stadium überführt.

Der Grund dafür, daß die Pflanze nunmehr Wurzeln ausbildete, dürfte wohl in der größeren Bodenfeuchtigkeit und in dem durch das Abtrennen der alten Wurzeln hervorgerufenen Reiz zu suchen sein.

Im weiteren Verlaufe entwickelte sich unser Versuchsobjekt unter den konstanten Kulturbedingungen ganz normal und kam anfangs Juli ein zweites Mal zur Blüte. Es hatte also unter den normalen Lebensbedingungen auch den gewohnten Entwicklungsgang durchlaufen.



Fig. 3. Knollenbegonie. Dieselbe Pflanze wie in Fig. 2, 3 Wochen nach Eintritt normaler Kulturbedingungen. Blüten abgefallen. An der Knolle zahlreiche neue Wurzeln. ($^3/_4$ nat. Größe.)

Versuch II.

Für die Frühblüte unserer Begonienpflanze könnte man außer dem Fehlen der Wurzeln als Ursache noch anführen, daß sie am Schlusse der abgelaufenen Vegetationsperiode, zur Zeit da sie in Winterruhe versetzt wurde, sich in einem anderen Wachstumsstadium befunden hätte als die übrigen Pflanzen. Sie wäre aus irgend einem Grunde vielleicht nicht zur Blüte gelangt, wäre am Schlusse des Wachstums noch vor dem blühbaren Stadium gestanden, während die übrigen Pflanzen am Ende desselben gewesen wären. Es ist aus der gärtnerischen Praxis bekannt, daß ein Baum, der ja gewissermaßen ähnlich der Knolle auch ein Reservestoffbehälter ist, nach einem Jahre geringer Blüte im nächsten Jahre um so reichlicher Blüten ansetzt, infolge der in größerer Menge oder größerer Konzentration vorhandenen Assimilate. Dasselbe Verhältnis hätte bei unserer Knolle die Frühblüte verursachen können.

Um diesem Einwande zu begegnen einerseits und um überhaupt eine Frühblüte auf experimentellem Wege zu erzeugen andererseits, wurde der nachfolgende Versuch gemacht (15. Febr. 1911).

Sechs Knollen, von annähernd gleicher Größe, noch im Ruhestadium befindlich, wurden in zwei Töpfe mit Sand gesetzt. Dieselben kamen an eine sehr wenig beleuchtete Stelle in der Nähe eines Heizkörpers in einem trockenen Kulturhause und wurden feucht gehalten.

Fig. 4. Knollenbegonie. Blütenstadium erzeugt durch stetiges Abschneiden der Wurzeln. Kulturdauer 4 Monate. Unter der geöffneten männlichen Blüte eine geschlossene weibliche. ($^3/_4$ nat. Größe.)

Die Knollen hatten also ungefähr dieselben Wachstumsbedingungen, wie sie die anfangs beschriebenen Pflanzen gehabt hatten. Außerdem aber sollte ihnen die Wasseraufnahme durch beständiges Abschneiden der Wurzeln verhindert oder möglichst eingeschränkt werden.

Drei Knollen dienten als Kontrolle; ihnen wurde Wurzelbildung gestattet, sonst standen sie unter denselben Kulturverhältnissen.

Ende März, nach 6 wöchentlicher Kulturzeit, während der die neu entstandenen 1—2 cm langen Wurzeln wöchentlich einmal abgenommen worden waren, standen an den Knollen Sprosse von 1—2 cm Höhe, mit noch in der Knospenlage befindlichen Blättchen, die an den Spitzen etwas vertrocknet waren. Da auch die Kontrollkultur mit ca. 10 cm langen, etiolierten Sprossen Vertrocknungsanzeichen aufwies, wurde die ganze Versuchsreihe in ein mäßig warmes, aber luftfeuchteres Kulturhaus übertragen und gleichzeitig etwas mehr Licht (kein direktes Sonnenlicht) gegeben. Die Wurzeln wurden wie vorher immer wieder beseitigt.

Diese Veränderung hatte nach 4 Wochen (30. April) zur Folge, daß an einem 3 cm hohen Sproß eine Blütenknospe auftrat und in

weiteren 6 Wochen (10. Juni) zeigten vier von den sechs Versuchspflanzen mehr oder weniger ein Aussehen, wie es in Fig. 4 dargestellt ist.

Das stetige Abschneiden der Wurzeln hatte also bewirkt, daß die Pflanzen unter Ausschaltung des vegetativen Stadiums in das reproduktive eingetreten waren, womit dasselbe Resultat erreicht wurde, wie es bei der ohne äußeren Eingriff blühenden Pflanze sich herausgebildet hatte.

Die Sprosse der Kontrollkultur waren um diese Zeit ca. 20 cm hoch, sehr reich im Laube, jedoch noch ohne Anzeichen von Blütenknospen.

Im weiteren Verlaufe fielen die Blütenstände wieder ab, es entwickelten sich in den Achseln der kleinen Blättchen neue (vier im ganzen), ohne daß sich eine sonstige Veränderung gezeigt hätte.

Eine Knolle dieser Versuchsreihe geriet in Fäulnis, eine kam über das Knospenstadium nicht hinaus. Mitte Juli wurden sämtliche Blütensprosse abgeschnitten und die Knollen zur Ruhe gestellt.

Die Kontrollkultur hatte um diese Zeit die ersten Blüten geöffnet.

Versuch III.

Die bei Versuch II gestellte Frage sollte noch auf einem anderen Wege beantwortet werden.

Je sechs Knollen (noch im Ruhestadium) wurden in zwei feuchten Glashafen aufgehängt, der eine verdunkelt, der andere hellgehalten, beide in ein Glashaus mit Bodenwärme gestellt.

Unter dieser Kulturweise trieben die Knollen vereinzelte Wurzeln, die abgenommen wurden, die angelegten Knospen kamen mehr oder weniger zur Entwicklung; doch waren nach fünfmonatlicher Versuchsdauer (15. Juli) die Sprosse nur 2—4 cm hoch.

Ein bedeutender Unterschied zwischen verdunkelter und hell gehaltener Kultur war nicht vorhanden; das Wachstum schien beiderseits still zu stehen.

Die allzugroße Luftfeuchtigkeit dürfte hier hemmend eingewirkt haben.

Die Knollen wurden daher nach Entfernung der Sprosse wieder in Töpfe mit Sand übersetzt, in ein Warmbeet gebracht und bei guter Beleuchtung gehalten. Die neu austreibenden Wurzeln wurden wie im Versuch II abgeschnitten.

Nach 3 Wochen (7. August) zeigte sich an einer Pflanze mit 2 cm Sproßlänge und drei noch gefalteten Blättchen, zwei Blüten-

knospen und nach weiteren 4 Wochen standen 7 von 12 Pflanzen in Blüte, wobei keine derselben höher als 4 cm war. Ihre Laubblattspreiten waren bis 2 cm lang.

Im allgemeinen also dasselbe Resultat wie in Versuch II, nur daß die Sprosse im letzten Versuche gedrungener waren, wohl infolge der intensiveren Beleuchtung und der überhaupt günstigeren Wachstumsverhältnisse zur Sommerszeit.

Die Ergebnisse der Versuche II und III haben demnach die vor Beginn derselben aufgestellte Frage dahin beantwortet, daß für das spontane Auftreten des Blütenzustandes aus der ruhenden Knolle eine durch vorhergehende Kulturverhältnisse stattgehabte Beeinflussung nicht angenommen werden muß.

Weiters wurde dargetan, daß man durch Belassen oder Entfernen der Wurzeln jederzeit (sonstige für das individuelle Wachstum der Pflanzenart abgestimmte Kulturbedingungen vorausgesetzt) den vegetativen oder blühbaren Zustand der Pflanze herbeiführen kann, daß daher auch das vorliegende Beispiel mit unserer heutigen Auffassung des sogenannten Sachs'schen Phänomens (Dostal 1911) im Einklang steht.

Es erübrigt noch einen scheinbar parallelen Fall von Frühblüte ohne Wurzelbildung in Betracht zu ziehen. Verschiedene Arten der Araceengattung Sauromatum sind auch in weiteren Kreisen dadurch bekannt, daß deren Knollen, ohne eingetopft zu sein, in der Nähe eines Ofens ihre Blütenkolben zur Entwicklung bringen.

Doch stehen hier die Verhältnisse aus dem Grunde ganz anders, da die ältesten der am Schlusse der sommerlichen Vegetationszeit für die nächste Wachstumsperiode vorgebildeten Knospen bereits sehr weit determinierte Blütenknospen sind, während an den Begonienknollen nur Laubsproßknospen sitzen.

Außerdem ist bei Sauromatum das Auftreten der Blüten vor den assimilierenden Laubblättern ebenso ein die Gattung charakterisierendes Merkmal (Anpassungs-?) wie der umgekehrte Entwicklungsgang bei den Knollenbegonien.

München, Pflanzenphysiologisches Institut der Universität, Mitte Oktober 1911.

Literaturnachweis.

Benecke, Einige Bemerkungen über die Bedingungen des Blühens und Fruchtens der Gewächse. Bot. Zeitung 1906.

Diels, Jugendformen und Blühreife im Pflanzenreich. Berlin 1906.

Fischer, Über die Blütenbildung in ihrer Abhängigkeit vom Licht und die blütenbildenden Substanzen. Flora 1905.

Goebel, Organographie der Pflanzen, pag. 39, 209. Jena 1898.

Ders., Einleitung in die experimentelle Morphologie der Pflanzen, pag. 6, 10, 117, 190. Leipzig 1908.

Jost, Vorlesungen über Pflanzenphysiologie, pag. 424, 440. Jena 1908.

Klebs, Willkürliche Entwicklungsänderungen bei Pflanzen. Jena 1903.

Ders., Über künstliche Metamorphosen. — Abhandlungen der naturforsch. Ges. zu Halle 1906, pag. 67, 109.

Ders., Über die Nachkommen künstlich veränderter Blüten von Sempervivum pag. 6. Heidelberg 1909.

Loew, Oscar, Zur Theorie der blütenbildenden Stoffe. Flora 1905.

Ders., Stickstoffentziehung und Blütenbildung. Flora 1905, Ergänzungsband.

Moebius, Beiträge zur Lehre von der Fortpflanzung der Gewächse. Jena 1897.

Sachs, Physiologische Notizen I. Flora 1892.

Vöchting, Über Organbildung im Pflanzenreich, Bd. II, pag. 101—109. Bonn 1878.

Dostal, Zur experimentellen Morphogenese bei Circaea. Flora 1911.

Zur Embryologie der Selaginellaceen.

Von **H. Bruchmann.**

(Mit 67 Abbildungen im Text.)

In dieser Abhandlung wird nach einer kurzen Einleitung (pag. 180) das Prothallium der großen Sporen von Selaginella denticulata (pag. 184), von S. rubricaulis (pag. 185) und von S. Galeottei (pag. 186) besprochen und dann eine Vergleichung der Prothallien (pag. 189) untereinander und mit schon bekannten Formen angefügt. Darauf folgt die Darstellung der Keimesentwicklung von S. denticulata (pag. 192), S. rubricaulis (pag. 198), S. Galeottei (pag. 201) und eine vergleichende Zusammenstellung der gewonnenen Ergebnisse (pag. 209). Endlich führt die Untersuchung auf eine parthenogenetische Keimesentwicklung bei den Selaginellen (pag. 212), welche namentlich bei der S. rubricaulis (pag. 214), aber auch bei der S. spinulosa A. Br. (pag. 220) erkannt wurde. Den Schluß bildet eine kurze Aufzählung der hauptsächlichsten Ergebnisse (pag. 223) dieser Untersuchungen.

Die geschlechtliche Generation der Selaginellen beider Sporenarten tritt uns nicht in einem für alle Arten dieser Gattung gültigen, einheitlichen Gepräge entgegen, wie man anfangs nach den Darstellungen von Mettenius (1850), Hofmeister (1851) und Pfeffer (1871) annahm.

Die Mikrosporen sind den Untersuchungen Belajeff's[1]) zufolge nach ihrem Bau und den Keimungsvorgängen in zwei Gruppen einzuteilen, die sich in der Anzahl der Sporenhäute und in der zur Entwicklung kommenden Antheridienzahl unterscheiden. Bei der einen Gruppe (Beispiele sind S. Kraussiana und S. Poulteri) finden sich drei Sporenhäute vor, und es werden vier Antheridien erzeugt. Bei der anderen Gruppe (Beispiele sind S. cuspidata, S. caulescens und S. Martensii) sind zwei Sporenhäute vorhanden, und es entstehen auch nur zwei Antheridien. Aber in der Ausbildung einer kleinen, linsenförmigen Zelle, der rudi-

---

1) Belajeff, Antheridien und Spermatozoiden der heterosporen Lycopodiaceen. Bot. Zeitg. 1885, Bd. XLIII, pag. 793—802.

mentären Rhizoidzelle, die an einer der drei Sporennähte entsteht, und in der Anlage weniger, steriler Prothalliumzellen stimmen alle sehr reduzierten männlichen Prothallien überein.

Die neueren Untersuchungen über das weibliche Prothallium führen auch auf eine Unterscheidung von zwei Gruppen. Bei der einen (Beispiele sind auch hier S. Kraussiana und S. Poulteri) wird das periphere, unbedeckte und die Archegonien erzeugende, kleinzellige Gewebe durch eine getüpfelte Grenzschicht, das Diaphragma, von dem darunter liegenden Nährgewebe, dem Endosperm, geschieden. Bei der anderen Gruppe (Beispiele sind S. spinulosa, S. Martensii u. a. m.) gehen Archegonial- und Nährgewebe in ununterbrochener Folge in einander über. Alle Prothallien der großen Sporen bleiben chlorophyllos und treten nur wenig über die drei gesprengten Nähte der Sporenschale hervor. Durch drei in den Winkeln der Sporenrisse hervorwachsende Rhizoidhöcker mit Rhizoiden suchen sie zum Zwecke der Nahrungsaufnahme Verbindung mit der Außenwelt. Und es scheint nahe zu liegen, daß diese Rhizoidhöcker des Prothalliums der Makrospore und die rudimentäre Rhizoidzelle des sehr reduzierten Prothalliums der Mikrospore wohl als einander entsprechende, homologe Organe gelten dürften.

Auch bei der ungeschlechtlichen Generation führten die Untersuchungen über die Keimesentwicklung von mehreren Selaginella-arten auf eine Unterscheidung von zwei Gruppen dieser Gattung, die sich aus der verschiedenen Anordnung der Organe an den Keimlingen ergaben [1]). Die Keimlinge der einen Gruppe (Beispiele sind wieder S. Kraussiana und S. Poulteri) haben die Haustorien (gemeint sind Embryoträger und Fuß) unterständig. Also sind der Sproß des Keimlings und sein erster Keimwurzelträger über die Haustorien gestellt. Die Keimlinge der anderen Gruppe (Beispiel: S. Martensii) entwickeln die Haustorien zwischenständig. Es treten also Embryoträger und Fuß zwischen dem Keimlingssproß und dem ersten Keimwurzelträger auf.

Somit stellen sich die beiden Arten der artikulierten Selaginellen S. Kraussiana und S. Poulteri sowohl durch die Prothallien beider Sporenarten als auch durch ihren Embryo in einen auffallenden Gegensatz zu den übrigen, den nicht artikulierten Arten. Ob sich nun auch die anderen Formen der Artikulaten dieser zuerst von Spring aufgestellten und von A. Braun [2]) als eine vollkommen naturgemäße gekennzeichnete

---

1) Bruchmann, Vom Prothallium der großen Spore und von der Keimesentwicklung einiger Selaginella-Arten. Flora 1908, Bd. XCIX.

2) A. Braun, Monatsberichte der Kgl. Akademie zu Berlin 1865, pag. 195

Gruppe von allen übrigen Nichtartikulaten in gleicher Weise unterscheiden, haben weitere Untersuchungen aufzuklären.

Zur Förderung unserer Kenntnisse über die sehr wichtige und umfangreiche Gattung der Selaginellen sollen hier Studien an den drei Arten S. denticulata, S. rubricaulis und S. Galeottei folgen. Diese drei dorsiventrale und anisophylle Arten stehen einander nicht nahe im System, was sie schon durch ihre verschiedenen Blütenformen zum Ausdruck bringen. Sie tragen platystische Blüten in nicht inverser (S. denticulata) und inverser Form (S. rubricaulis), ferner auch tetrastiche (S. Galeottei).

Das größte Interesse hätten wir wohl der europäischen Form, der S. denticulata, zuzuwenden. Ihr Name wird zwar in der botanischen Literatur mehrmals angeführt, aber meistens wurde die schon vom Anfang dieses Jahrhunderts an bis in die neueste Zeit in den Gewächshäusern kultivierte, südafrikanische S. Kraussiana fälschlich als S. denticulata bezeichnet. So beziehen sich die von Brotero[1]), Salisbury[2]), ferner auch die von Bischoff[3]) veröffentlichten Untersuchungen über die Keimung der großen Sporen von Lycopodium (Selaginella) denticulatum auf S. Kraussiana. Bischoff's Abbildungen der großen Sporen dieser Art als sog. „Sporenknöllchen (Tubercula sporoidea)" für sich und in Verbindung mit Keimpflanzen bringen die Sporen verhältnismäßig groß und, was wichtig ist, die Sporenschale deutlich mit netzartig verbundenen Verdickungsleisten. Er zeichnete also die Netzreliefsporen der S. Kraussiana. Die großen Sporen der echten S. denticulata sind feinhöckerig punktiert und verhältnismäßig klein von nur 0,35 mm Durchmesser (Fig. 1), während die der vorher genannten Art etwa 0,75 mm Durchmesser haben, demnach etwa achtmal so groß sind.

Auch die Angaben Hofmeister's[4]) über S. denticulata im Texte und in den Zeichnungen galten in Wirklichkeit der S. Kraussiana.

So scheint es denn endlich an der Zeit zu sein, daß die vielfach nur irrig genannte europäische Art selbst einmal einer näheren Beachtung unterzogen wird. Durch ihre genaue Kenntnis dürfte sich ergeben, daß

---

1) Brotero, Transact. of the Linn. soc., Vol. V, pag. 162.

2) Salisbury, Ebenda, Tome XII. Auch in Isis 1820, Heft 5, pag. 451 u. Taf. IV.

3) Bischoff, Die kryptogamen Gewächse, 1828, 2. Lief., pag. 125, Taf. XI, Fig. 38—43.

4) Hofmeister, Vergleichende Untersuchungen, pag. 122 f., Taf. XXVI, Fig. 12—25.

sie zum maßgebenden Beispiel und zum charakteristischen Vertreter einer ganzen Selaginellen-Gruppe hingestellt werden kann.

Ob die keimenden Sporen der echten S. denticulata, dieser in der ganzen Flora des Mittelmeeres sehr verbreiteten Art, überhaupt schon beobachtet worden sind, ist sehr fraglich. Ich säte solche Sporen, welche im Frühjahr in Sizilien geerntet waren, im Monat Mai auf gut ausgekochtem Torfe aus. Sie keimten aber erst zwei Jahre darauf in reicher Anzahl. Es hatten also auch die Mikrosporen nach 2 Jahren noch Keimfähigkeit. Allein eine 2 jährige Sporenruhe dürfte doch vielleicht nicht den natürlichen Lebensvorgängen entsprechen; denn schon nach einem Jahre zeigten sich die großen Sporen im Keimbette stark aufgetrieben, und es konnten in der geschlossenen Spore an den in Entwicklung begriffenen Prothallien deutlich mehrere ausgebildete Archegonien erkannt werden.

Für die Sporen der Selaginellen dürfte Torf ein nicht geeignetes, vielmehr ein die Keimung hemmendes Substrat sein, was ich aus mehreren mißglückten Keimungsversuchen erfuhr. Die Sporen der gleichen Art, welche von Pflanzen, die in einem Gewächshause gezogen, im Monat Januar geerntet und auf Fließpapier in Petrischalen ausgesät wurden, keimten zu einem kleinen Teile schon nach 4, in größerer Zahl nach 14 Monaten. Somit steht ihre natürliche Periodizität, welche wohl eine 1 jährige sein dürfte, noch in Frage. Ob nicht gewisse Reizmittel eine frühe Auslösung der Keimung solcher Sporen ermöglichen, wäre noch festzustellen.

Die keimenden Sporen der S. rubricaulis, welche mir auch Studienmaterial lieferten, fand ich bei einem Besuche der Gewächshäuser des Heidelberger botanischen Gartens auf der Erdoberfläche eines Topfes vor, in dem eine größere Pflanze dieser Art wuchs. Dieses mir sehr willkommene Untersuchungsmaterial wurde mir gütigst von der Gartendirektion überlassen. Ich vervollkommnete dasselbe durch eigene Aussaaten derselben Sporenart, die, auf Fließpapier in Petrischalen gesät, schon nach etwa 18 Wochen die ersten Keimpflanzen zeigte.

Da die beiden artikulaten Formen der S. Kraussiana und S. Poulteri, welche zwar leicht zu kultivieren und für eine Untersuchung immer recht bequem sind, eine sehr unklare Entwicklung ihres Embryos zum Ausdruck bringen, so schien es mir dringend wünschenswert, bei anderen Formen dieser Gruppe bessere Einsicht zu erlangen. Die deutlich als artikulate Form gekennzeichnete S. Galeottei verhalf hierzu. Von einer älteren Pflanze dieser Art, die ich selbst gezogen hatte, säte ich deren Sporen im Oktober aus. Sie keimten nicht so schnell wie die von S. Kraussiana

und S. Poulteri. Die ersten Keimpflanzen traten erst nach 7 Monaten hervor.

Von den Prothallien der großen Sporen.

1. Selaginella denticulata.

Die tetraedrischen Makrosporen werden kurz vor ihrem Aufspringen durch eine birnförmige Auftreibung ihres Scheitels eiförmig (Fig. 1), und das Prothallium, dessen Anlage bereits in der noch nicht ausgestreuten Spore begonnen hat, weist kurz vor der Sprengung der Spore mehrere fertig angelegte Archegonien auf. Auch findet sich das Prothallium schon beim Aufbrechen der Spore durch feine Zellwände bis zum Sporengrunde angelegt, und das Archegonialgewebe fleißig in engere Zellen geteilt.

Die drei Rhizoidhöcker der Prothallien, welche ich zuerst in den Winkeln der dreiklappig aufgerissenen Sporenschalen der S. spinulosa als drei Rhizoide tragende Gewebewülste vorfand[1]) und ferner auch mehr oder weniger ausgebildet bei anderen Arten antraf, sind hier meist wenig bemerkbar entwickelt (Fig. 2). Bei einzelnen keimenden Sporen schienen überhaupt keine Rhizoide hervorzutreten. Dagegen bei solchen am Standorte dieser Pflanzen aufgefundenen Sporen waren sie deutlicher erkennbar. Die Notwendigkeit der besseren Ausbildung dieser Höcker mit langen Rhizoiden dürfte für dieses Prothallium in dem feuchtgehaltenen, künstlichen Keimbette nicht so vorhanden sein wie an den natürlichen Aussaatstellen.

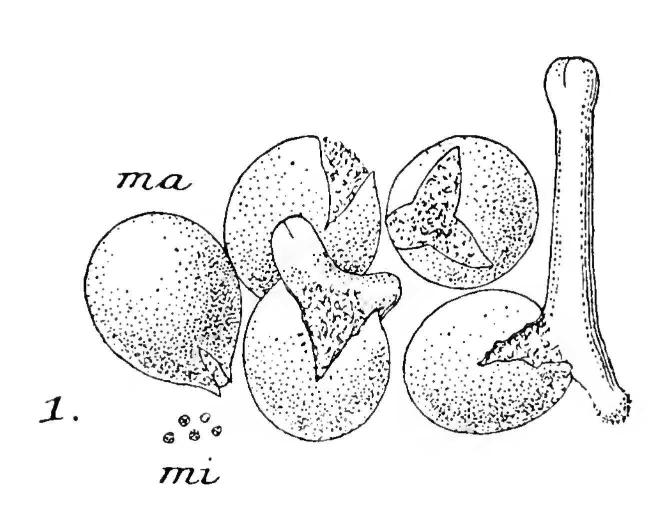


Fig. 1. S. denticulata. Keimende Sporen. *mi* männliche, *ma* weibliche Sporen. Vergr. 30.

Ein Längsschnitt durch das Prothallium weist in demselben kein Diaphragma auf, was auch nicht erwartet wurde (Fig. 2).

Archegonien werden am Scheitel des Prothalliums in ziemlich reicher Anzahl erzeugt, die namentlich während des Aufbrechens der Sporenschalen und beim gesteigerten Wachstum des Archegonialgewebes, zuweilen selbst noch während der Ausbildung eines Embryos entstehen.

---

1) Bruchmann, Untersuchungen über Selaginella spinulosa A. Br. Gotha 1897.

Die zuerst entwickelten Archegonien erreichen, wie auch bei anderen Arten, größere Formen als die späteren; die letzteren bringen es kaum auf den halben Durchmesser der ersteren (Fig. 2). Alle Archegonien erlangen auch nicht, wie es scheint, ihre vollständige Reife und Öffnung der Halszellen.

Der Bau der Archegonien weicht nicht von dem bekannten anderer Arten ab (Fig. 3). Der Hals erhält zwei Stockwerke von Zellen, und die Entwicklung der zentralen Zellreihe führt auf eine dreizellige Schicht, auf die Halskanal-, die Bauchkanal- und die Embryonalzelle, d. i. die Eimutterzelle, welche das Ei einschließt (Fig. 3).

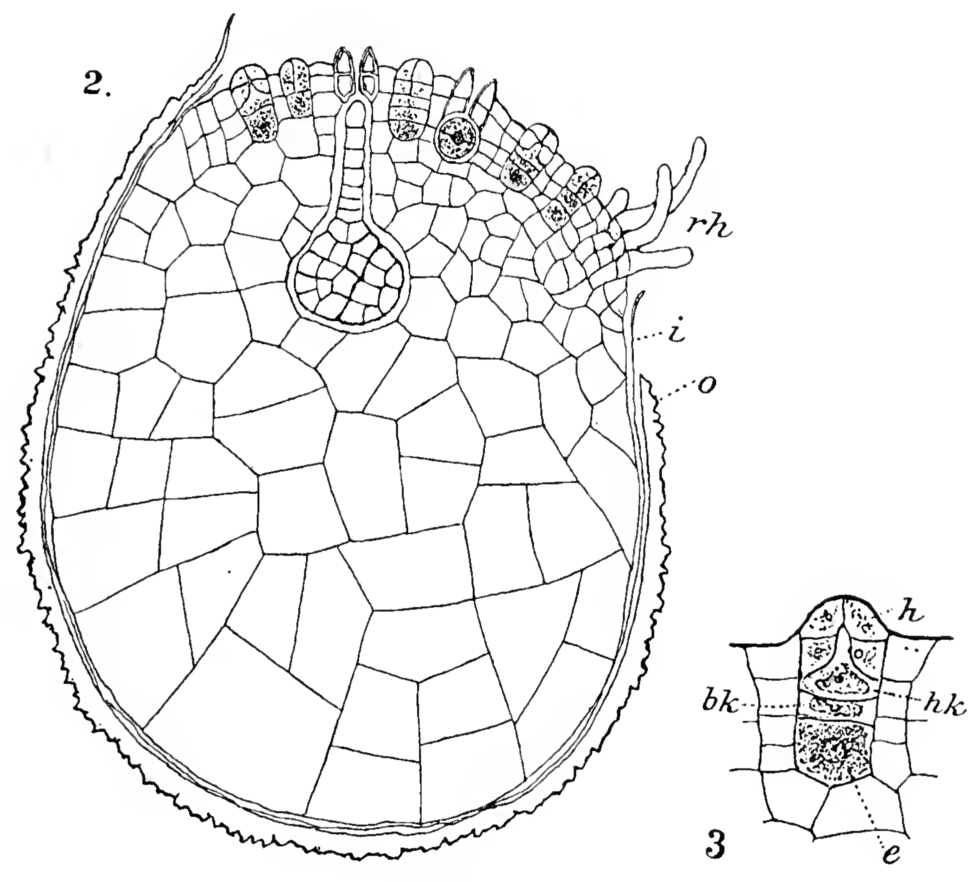


Fig. 2 u. 3. S. denticulata. Fig. 2. Prothallium mit Embryo und Archegonien im Längsschnitt. *o* äußere, *i* innere Sporenschale, *rh* Rhizoidhöcker. Vergr. 140. — Fig. 3. Reifes Archegonium. *h* Halszellen, *hk* Halskanal-, *bk* Bauchkanal-, *e* Eimutterzelle. Vergr. 205.

2. Selaginella rubricaulis.

Die sehr kleinen, gelben Muttersporen von nur etwa 0,22 mm Durchmesser beginnen erst nach ihrer Ausstreuung den Aufbau ihres Prothalliums. Sehr bemerkbar machen sich bei den gekeimten Sporen die drei hier verhältnismäßig stark hervortretenden Rhizoidhöcker mit ihren langen, nach allen Seiten in das Substrat eindringenden Haarwurzeln, welche auch im feuchten Substrate Längen erreichen, die den mehrfachen Durchmesser der Spore übertreffen (Fig. 4). Höchst wahrscheinlich werden diese Rizoide, die mit den Teilen des Substrates sehr innig verwachsen können, dem Prothallium außer Wasser noch andere Nährsubstanzen zuführen. Hervorzuheben ist noch, daß sie an ihrer Basis meist sehr auffällig keulig ausgeweitet sind (Fig. 5), auch in ihrem weiteren Verlaufe in einzelnen Fällen unregelmäßig aufgetrieben, ja mehrfach verzweigt angetroffen werden können (Fig. 5). In solcher unregelmäßigen Form aber erreichen die Haarwurzeln nur geringe Länge.

Im Prothallium gehen die Zellen des Archegonialgewebes ohne Abgrenzung in das Nährgewebe über und sind bei dem kleinen Prothallium verhältnismäßig groß (Fig. 5). Auch die Archegonien erreichen ansehnliche Größe und können in einer Anzahl von 6—10 Stück auf dem Prothalliumscheitel angetroffen werden. Jedes Prothallium bringt es zur Entwicklung eines Embryos. Zuweilen sind deren auch mehrere in ungleicher Ausbildung anzutreffen, doch sah ich nie mehr als eine Keimpflanze aus der Spore hervorgehen. In allen Fällen findet die Entwicklung der Embryonen h i n t e r geschlossenen Archegonien statt.

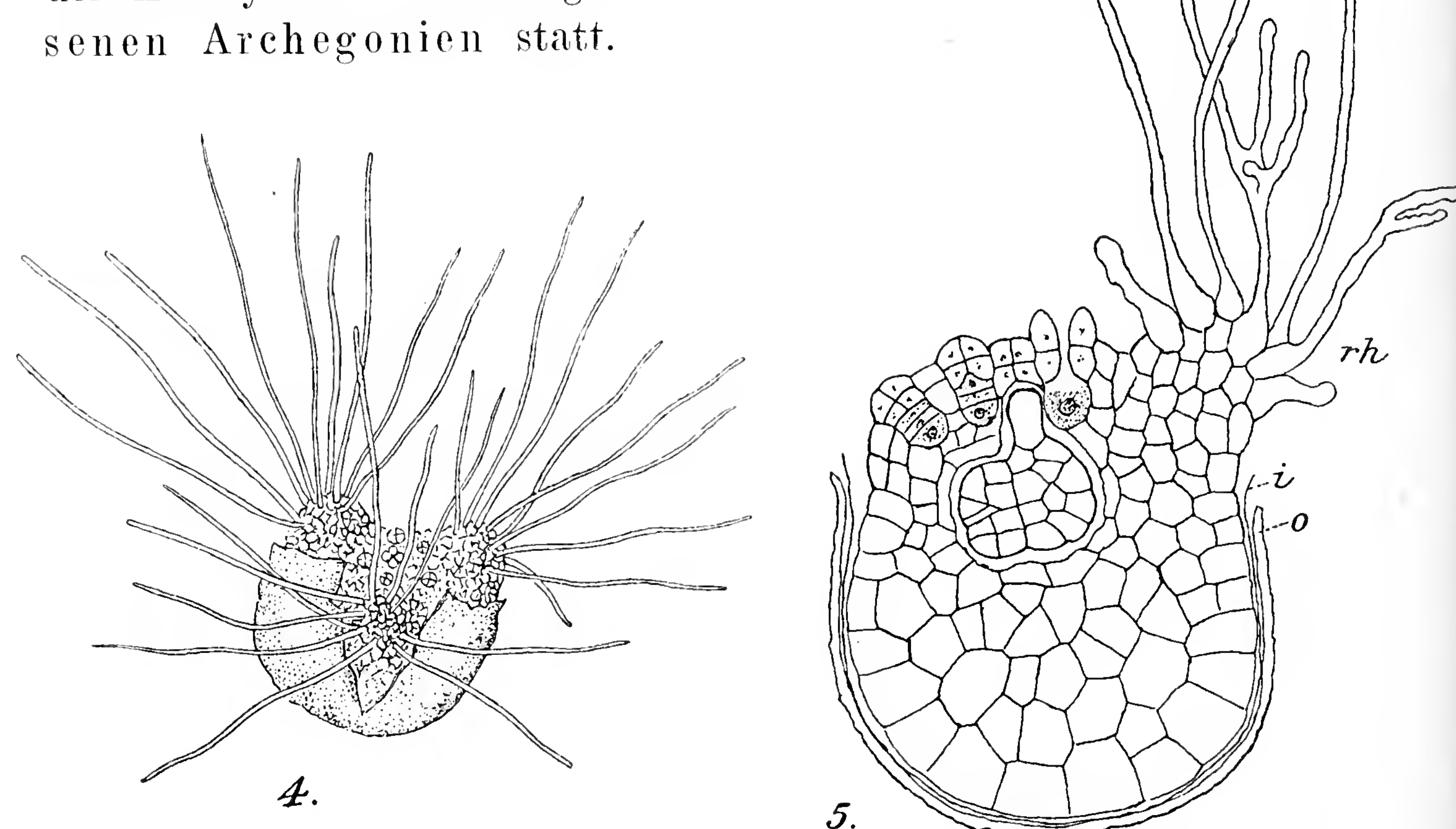


Fig. 4 u. 5. S. rubricaulis. Fig. 4. Keimende große Spore. Vergr. 70. — Fig. 5. Prothallium mit Embryo und Archegonien im Längsschnitt. *rh* Rhizoidhöcker, *o* äußere, *i* innere Sporenschale. Vergr. 135.

3. Selaginella Galeottei.

Die großen Sporen haben mit denen von S. Kraussiana und S. Poulteri übereinstimmende Form und Größe. Sie treiben aber bei ihrer Keimung ein mächtigeres Prothallium aus der gesprengten Sporenschale hervor wie jene (Fig. 6). Der mit Archegonien in reicher Zahl ausgestattete Gipfel des Prothalliums wird von drei sehr auffallend großen, aus den Winkeln der Sporenklappen aufstrebenden Rhizoidhöckern mit ihren Rhizoiden überragt (Fig. 6). Diese flachen, im Querschnitt schmal elliptischen Auswüchse (Fig. 8) sind radial zur Prothalliumachse gerichtet und erscheinen nach dieser hin etwas gekrümmt (Fig. 7). Eine keimende

Spore dieser Art mit ihren drei flachen Rhizoidhöckern gleicht einem vasenartigen Gefäße mit drei undurchbrochenen Henkelansätzen (Fig. 6).

Die Höcker sind aus großlumigen Zellen aufgebaut, welche in deren Längsrichtung die größere Ausdehnung erhielten und nach dem Rande hin etwas kleinlumiger sind. Sie führen wässerigen Inhalt und werden durch eine Zuleitung der von den Haarwurzeln aufgenommenen Stoffe dem Prothallium für die Ausbildung eines Embryos dienstbar. Eine Ergrünung auch bei den Kulturen der Prothallien am freien Tageslicht trat nicht ein. Jede Oberflächenzelle dieser Höcker kann zu einer Haarwurzel auswachsen. Die Rhizoide treten namentlich an den Gipfeln der Höcker in großer Anzahl auf und strahlen nach allen Richtungen hin aus. In ihrem Gewirre hat sich auch eine Anzahl von Mikrosporen gefangen. In Figur 6 sind nur drei Stück dargestellt. Es kann dabei nicht übersehen werden, daß diese drei Rhizoidhöcker, welche die derben, klemmenden Netzreliefsporenschalen aufgesperrt erhalten, besonders aber im Dienste der Ernährung des Prothalliums stehen, auch über dessen Gipfel durch Adhäsion einen Miniatursee zu bilden und zu erhalten vermögen, der eine sichere Befruchtung der Archegonien durch Spermatozoiden der von den Rhizoiden festgehaltenen Mikrosporen vermitteln kann.

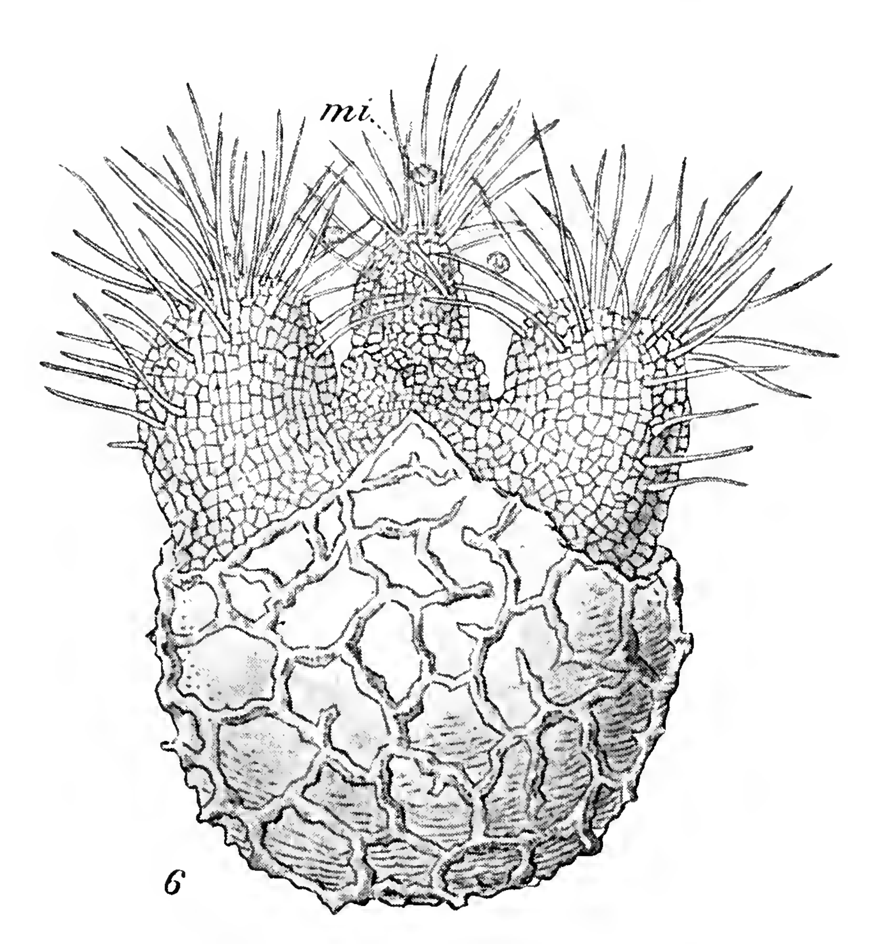


Fig. 6. S. Galeottei. Keimende große Spore und Mikrosporen (*mi*). Vergr. 205.

Kurz vor dem Aufspringen der Sporenschalen zeigen sich fertige Archegonien, und unter deren Nähten treten peripherische Zellen hervor, welche nach der Schalenöffnung zwischen deren Spalten kammartig hervortreiben und durch Rand- und Interkalarwachstum die beschriebenen Gewebehöcker des Prothalliums ausbilden. Zuweilen werden auch in einer Schalenspalte zwei hintereinander gestellte Höcker erzeugt, wobei dann dem oberen die bedeutungsvollere Ausbildung zukommt.

Die Rhizoide entspringen mit keuliger Basis, haben meist starre Form und sind nicht sehr lang.

Beim inneren Bau vermißt man das in den Prothallien der Artikulaten vorausgesetzte Diaphragma. Dafür aber tritt uns in ihm ein eigenartiger Zellenaufbau mit unverkennbarem technisch-mechanischen Gepräge entgegen (Fig. 7). Ein vollständig aufgebautes Prothallium zeigt vom Sporengrunde aus bis zu seinem Gipfel das Zellgewebe aus übereinander gelagerten, kugelschalförmigen Schichtungen angeordnet, welche, in Längsschnitten gesehen, bogenförmig erscheinen (Fig. 7). Sie sind meist durch etwas verdickte Membranpartielinien voneinander geschieden und auf die Seitenwandung der Spore gestützt. Von den dichten und engzelligen Gipfelpartien nach abwärts wird das Prothalliumgewebe in seiner kugelschaligen Anordnung allmählich weitlumiger und erreicht am Sporengrunde die größte Zellausdehnung. Wir haben hier also nicht e i n e stark verdickte Abgrenzung, das sog. Diaphragma, wie z. B. S. Kraussiana (Fig. 9), sondern deren eine ganze Anzahl in allerdings schwächerer Verdickung.

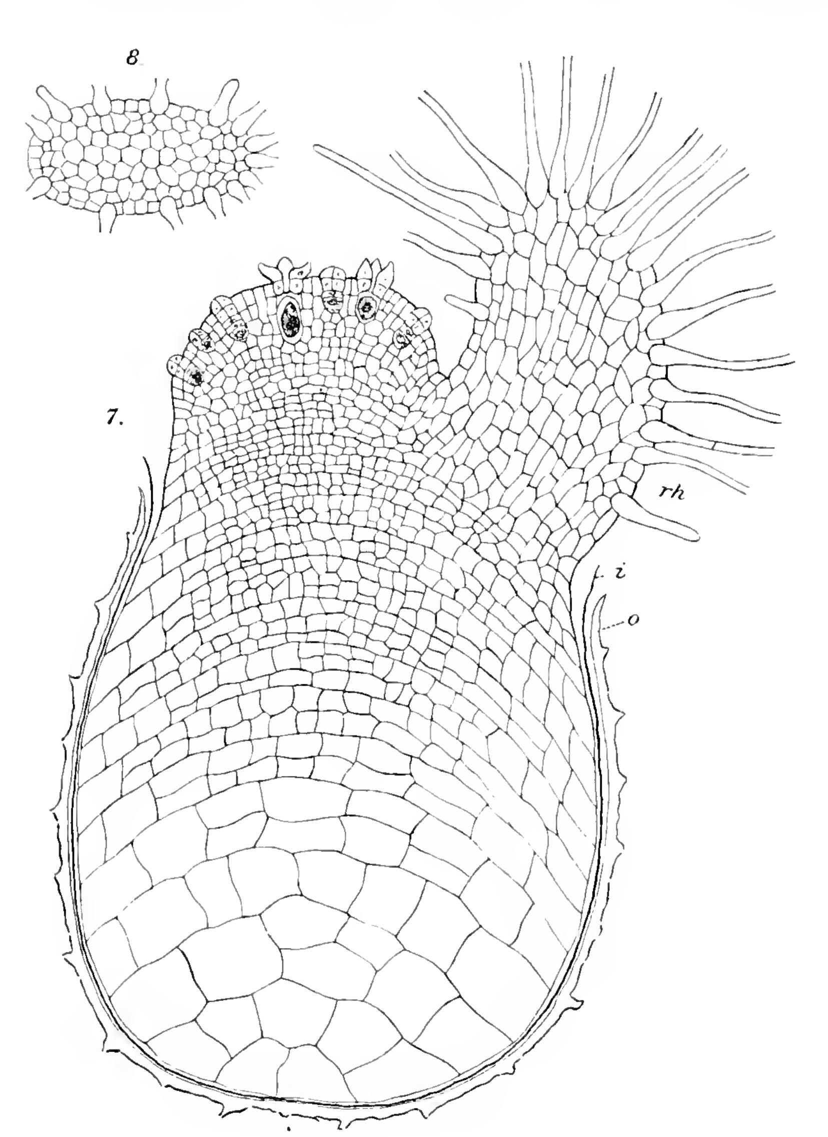


Fig. 7. u. 8. S. Galeottei. Fig. 7. Prothallium mit Archegonien und jungem Embryo im Längsschnitt. *rh* großer Rhizoidhöcker, *o* äußere, *i* innere Sporenschale. — Fig. 8. Rhizoidhöcker im Querschnitt. Vergr. 75.

Die Prothalliumbildung in den großen Sporen beginnt bei dieser Art erst nach deren Ausstreuung. Kurz vor dem Aufbrechen der Spore findet man das archegoniale Gipfelgewebe fertig gestellt, welches dann auch mit einer Zellanordnung in Kugelschalenform anhebt. Es gilt, so scheint es mir, mit einem so zu gewinnenden Festigkeitsbau die durch ihre Netzreliefverdickung stark klemmende Sporenschale aufzudrücken und, den Gegendruck abwehrend, aufgedrückt zu erhalten. Zur Hülfe wachsen ja, wie schon angeführt, zwischen den eben geöffneten Sporen klappen die Rhizoidhöcker hervor.

Am weiteren Ausbau wird der Prothalliumgipfel mehr herausgetrieben, und im Sporeninneren treten im Anschluß an den fertigen Teil

nach unten fortschreitend kugelige Membranschalen auf, welche in parallelen Bogen von der Sporenmitte nach den Seiten führen und eine Voreinteilung des Sporenraumes vornehmen, worauf dann der Raum zwischen den Bogen sekundär durch dünnwandige kleinere Zellen mit mehr oder weniger bogiger Anordnung zerlegt wird, bis so schließlich der ganze Sporenraum ausgefüllt ist, was aber erst spät, erst während der Erziehung des Embryos eintritt.

Vergleichung der bekannten Prothallien der großen Sporen.

Die Keimung der Sporen stellt bekanntlich einen anderen Entwicklungsvorgang aus dem Pflanzenleben vor als bei den Phanerogamen die der Samen, und der Keimungsprozeß der Selaginellasporen mit ihren zum Teil im Schutze der Sporenschale verbleibenden Prothallien ist von ganz besonderer Art.

Der erste Entwicklungasbschnitt der Sporenkeimung von Mikro- und Makrosporen geht in geschlossener Sporenschale und in den meisten Fällen schon vor deren Ausstreuung aus den Sporangien, seltener nach derselben vor sich. Es bildet sich aus einer Sporenzelle nach und nach ein mehrzelliges Prothallium. Die Keimung wird an den ausgestreuten Sporen äußerlich an der durch das innere Prothallium veranlaßten Sprengung der drei Sporennähte am Sporenscheitel bemerkbar.

Dem Keimungsvorgang der Mikrosporen, welcher mit der Entlassung der Spermatozoiden abschließt, entspricht bei der Makrospore der Keimungsverlauf bis zur Entwicklung reifer Archegonien. Aber erst mit der Keimbildung und der Ernährung auch der schon aus dem Prothallium hervorgetretenen Keimpflanze ist der sehr umfassende Keimungsprozeß der großen Spore beendet.

Als äußerlich erkennbares Merkmal der Sporenkeimung dieser Gattung wird die Sprengung der dreiklappigen Sporenschale und die Freilegung des Prothalliumgipfels bei der Mutterspore gelten dürfen. Die Gewinnung eines Embryos ist ja noch von anderen Umständen abhängig.

Die weiblichen Prothallien aller bis dahin bekannten Arten suchen nach der Sprengung der Sporenschale durch ihren freigelegten Gipfel mittels dreier Rhizoidhöcker Verbindung mit dem Substrate zu gewinnen. Diese Rhizoidhöcker treten als kleinere oder größere Gewebewülste stets an denselben Stellen, nämlich in den Winkeln der dreiklappig geöffneten Sporenschale auf. Bei den keimenden Farnsporen tritt nur an einer solchen Stelle ein Rhizoid hervor, und die Mikrosporen der Selaginellen

bringen es nur zur Anlage einer rudimentären Rhizoidzelle an dem entsprechenden Orte ihres Prothalliums.

Die größte Form der Rhizoidhöcker fand ich bis dahin an den Prothallien von S. Galeottei (Fig. 6 und 7), wo sie wie drei große, über den Prothalliumgipfel hervorragende Urnenhenkel gestaltet werden und durch die vielen aus den oberflächlichen Zellen auswachsenden Rhizoide einen Haarfilz über dem Prothallium bilden. Bei den verwandten Arten S. Kraussiana und S. Poulteri dagegen sind diese Höcker klein und treten mehrfach auch ohne Rhizoide auf. Zuweilen finden sich auch zwei hintereinandergestellte Wülste in dem Winkel eines Sporenrisses vor. Unscheinbar sind auch die drei Rhizoidhöcker der Prothallien von S. denticulata, aber nicht übersehbar die von S. Martensii, S. rubricaulis und S. spinulosa.

Auf die physiologische Bedeutung dieser Rhizoidhöcker für das Prothallium habe ich schon hingewiesen[1]). Wenn sie bereits in der geschlossenen Spore angelegt werden, wie z. B. bei S. spinulosa, so helfen sie, da sie ja unter je einer Sporennath entstehen, durch ihren Druck bei der Öffnung der Sporenschale; sie sind Sprenghöcker. In jedem Falle aber verhindern sie das Wiederzusammenklappen der geöffneten Sporenschale, da sie zwischen den Rissen derselben hervorwachsen. Sie dienen daher als Sperrhöcker und schützen so den Gipfel des Prothalliums mit den Archegonien, welche sonst bei einem etwaigen Schrumpfen desselben durch die zusammenfallenden Sporenklappen beschädigt würden. Durch die Rhizoide, welche von den Zellen ihrer Oberfläche aus in das Substrat dringen, werden Beiträge für die Ernährung des den Embryo erziehenden Prothalliums gewonnen und dienen daher als Ernährungsorgan. Dann auch als Haftorgan, da ein durch Rhizoide an das Substrat gebundenes Prothallium nicht leicht durch Wind und Wasser aus der Lage gebracht wird. Endlich können diese Rhizoidhöcker durch das Festhalten von Mikrosporen und Wasser dem Befruchtungsakte der Archegonien dienstbar werden. Somit können die drei Rhizoidhöcker mit ihren Haarwurzeln dem Prothallium in mannigfacher Hinsicht nützlich sein.

Obgleich die Prothallien der Selaginellen fast ganz im Schutze der Sporenschale verbleiben, treten doch im inneren Bau derselben bemerkenswerte Verschiedenheiten hervor. Einige Arten führen den Bau des Prothalliums schon vor der Befruchtung bis zum Grunde der Spore aus

1) Bruchmann, Untersuchungen über S. spinulosa, pag. 45. — Ders., Vom Proth. der gr. Spore einiger Selaginella-Arten, pag. 14 f.

(z. B. S. denticulata), andere schreiten erst während der Entwicklung des Embryos dazu (z. B. S. Galeottei. Anm.: Das Prothallium dieser Art habe ich in Figur 7 deswegen vollständig dargestellt, um eine Übersicht über seine ganze Bauart zu zeigen. In Wirklichkeit würde es bei solchem Alter kaum die halbe Spore ausfüllen).

Übereinstimmend haben alle weiblichen Prothallien der Selaginellen eine kleinzellige Scheitelregion, das Primär- oder Archegonialgewebe, welches zuerst und schon bei geschlossener Spore angelegt wird. An dieses schließt sich nach dem Grunde der Spore zu und in sich steigernder Zellengröße ein sekundäres oder Nährgewebe. Geschieht dies in ununterbrochener Folge, wie ich es zuerst vom Prothallium der S. spinulosa und ferner auch von S. Martensii, S. denticulata und S. rubricaulis darstellte, so haben wir es mit dem verbreitetsten Prothalliumtypus zu tun, der höchstwahrscheinlich der aller Nichtartikulaten ist.

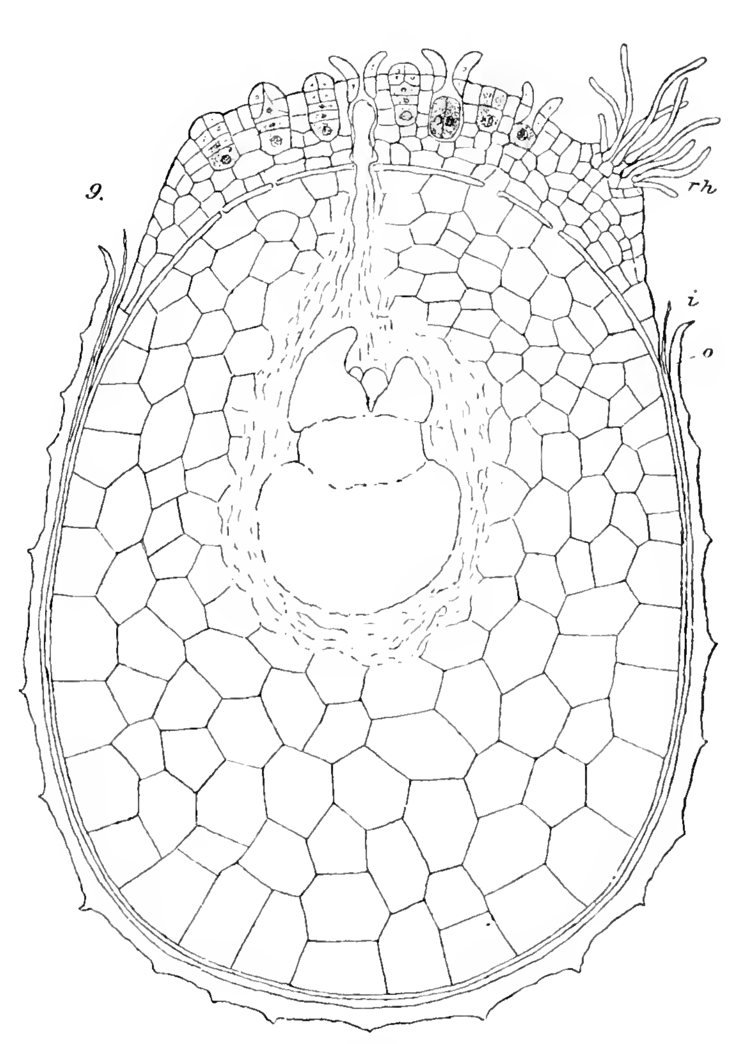


Fig. 9. S. Kraussiana. Prothallium mit Embryo und Archegonien im Längsschnitt. *rh* Rhizoidhöcker, *o* äußere, *i* innere Sporenschale. Vergr. 112.

Im Bau der Artikulaten sind bis jetzt zwei Typen auseinander zu halten, einmal der S. Poulteri-Typus (Fig. 9). Das großzellige, den ganzen Innenraum der Spore ausfüllende Endospermgewebe des Prothalliums wird von einer stark verdickten Wand umschlossen und so gipfelwärts von dem zuerst gebildeten, ihm aufsitzenden, kleinzelligen Archegonialgewebe deutlich geschieden, wo sie als getüpfelte Zwischenwand (Diaphragma) erscheint. (Beispiele: S. Poulteri und S. Kraussiana.) Der Aufbau erfolgt in zwei Etappen. Dann ist noch der S. Galeottei-Typus hervorzuheben (Fig. 7), bei welchem das Prothallium mit sich wölbenden Schichtungen und in ununterbrochener Entwicklungsfolge aufgebaut wird. Die Prothallien der Artikulaten erhalten durch ihre Bauweise eine Verstärkung ihrer Druckkraft, da bei diesen großen Formen der einfache Turgor des Binnengewebes allein nicht auszureichen scheint, um die aufgesprengte Sporenschale geöffnet zu erhalten.

Es sind zurzeit somit drei weibliche Prothallien-Typen bei den Selaginellen zu unterscheiden.

Die Entwicklung des Keimes von

1. Selaginella denticulata.

Bei allen Embryonen bis zur mittleren Entwicklungsgröße findet sich eine deutliche, äußerlich und innerlich hervortretende, quere Zerteilung des Zellkörpers in einen Sproß- und Grundteil ausgeprägt. Eine quere Scheidewand nämlich (Fig. 16 *b—b*), die, im Längsschnitt des Embryos gesehen, sich aus einem Zellwandzuge aneinander gereihter, kurzer, etwas verdickter Zellwandelemente zusammensetzt, führt von einer etwas eingeschnürten Stelle der konvexen Embryoseite, der Fußseite, quer durch den Embryo zu der konkaven, der Gegenfußseite, oberhalb des Embryoträgers. Es gewinnt den Anschein, als trete hier schon früh eine materielle Sonderung in dem so geschiedenen Sproß- und Haustorialgewebe ein.

Bei solcher Erscheinung lag es nahe, zu vermuten, daß diese quere Scheidewand im Embryo auf eine früh in der Eizelle entstehende Haupt- und Urwand, auf die Basalwand zurückgeführt werden könne, und wenn dies der Fall sei, S. denticulata einen neuen Embryotypus darstelle, nämlich einen solchen, der durch eine bessere Ausnutzung der hypobasalen Eihälfte den Farnen näher kommt, als S. Martensii, bei welcher dieser Teil nur dem Embryoträger seine Entstehung gibt. Wir haben daher die Entwicklungsweise des Embryos von unserer europäischen Form mit einigem Interesse zu verfolgen.

Nachdem sich das Ei durch eine Membran von der Eimutterzelle gesondert und selbständig gemacht hat, wird es zuerst durch die Basalwand (*b* in Fig. 10) quer zur Achse des Archegoniums in eine dem Archegoniumhalse zugekehrte hypobasale und eine ihm abgekehrte epibasale Hälfte zerlegt. Hierauf streckt sich die hypobasale Hälfte in der Richtung der Archegoniumachse dem Inneren des Prothalliums zu in die Länge und geht eine Anzahl querer, parallel zur Basalwand verlaufender Teilungen ein (Fig. 10 u. 11). Es wird aus diesem Embryoteile ein für unsere Art recht charakteristischer Embryoträger ausgebildet, der durch seine Anzahl gleichartiger, scheibenförmiger Zellen Konfervenfäden ähnlich erscheint und auch durch einen dichten plasmatischen Inhalt der Zellen sehr von solchen Organen anderer Arten, z. B. von dem der S. Martensii, abweicht. Dieser Embryoträger haftet mit seinem ältesten Teile meist recht fest am Archegonium, so daß freipräparierte Embryonen nur selten mit ihrem ganzen Träger gewonnen werden können.

Während der Längsdehnung der hypobasalen Embryohälfte bewahrt die epibasale ihre halbkugelige Form und führt die ersten Teilungen genau in derselben Weise aus, wie sie von S. Martensii dargelegt worden sind. Zunächst wird dieser Teil des Keimlings durch die Transversalwand (*b* in Fig. 11) in zwei Quadranten zerlegt, worauf dann in einem derselben durch die schief zur Transversalwand gerichtete Wand *a* die Mutterzelle der Stammknospe zur Anlage kommt (*s* in Fig. 11 *a*). Durch diese Anlage tritt auch hier die bemerkenswerte Differenzierung der Längshälften früh hervor. Die Seite des in Figur 11 *a* noch ungeteilten Quadranten (die rechte) wird zur Fußseite ausgebildet, und der Quadrant selbst hat dem ersten Keimblatt den Ursprung zu geben. Der andere Quadrant hat außer der Stammknospe auch das zweite Keimblatt entstehen zu lassen, und diese Seite (die linke) wird stets die Gegenfußhälfte darstellen. Daß auch die Medianwand diesen Embryo in gleicher Weise wie den von S. Martensii teilt, soll kurz erwähnt werden.

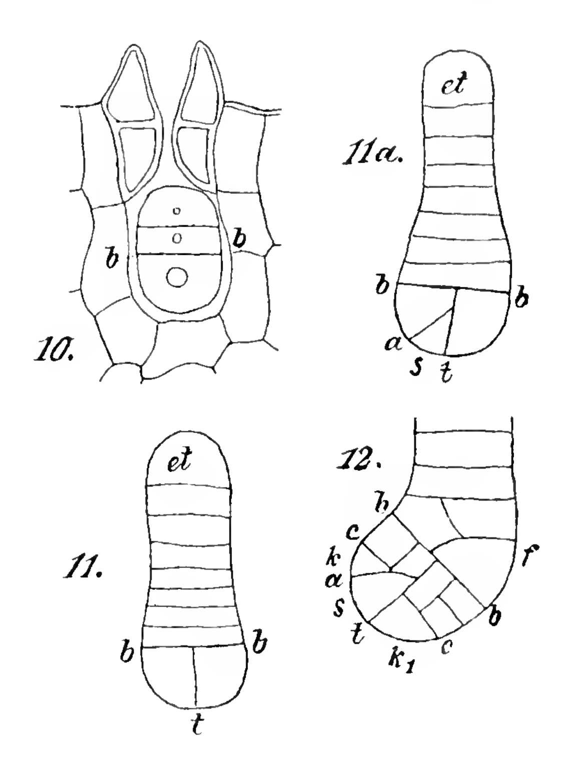


Fig. 10—12. S. denticulata. Junge Entwicklungsstadien des Embryos. *b* Basal-, *t* Transversalwand. *a* die den Stammscheitel *s* abteilende Wand, *c* die die Keimblätter k_1 und *k* abteilenden Wände, *et* Embryoträger. Vergr. 350.

In solcher länglichen, für ein Hineinwachsen in das Prothallium praktischen Form des Keimlings schreitet das Epibasal durch die Ausbildung der Wände *c* (Fig. 12) auch noch zur Anlage der Mutterzellen des ersten und zweiten Keimblattes (k_1 und *k*), und eine erste Abgrenzung des zentralen Pleroms von der Rinde im Hypokotyl kommt ebenfalls zum Ausdruck.

Von besonderer Wichtigkeit erscheint an diesem Keimlinge die erste Umlegung seines Sproßteiles, weil an ihr der Ursprung des Fußgewebes erkannt wird. Das Fußorgan, welches bei S. Martensii aus der epibasalen Embryohälfte entsteht, geht hier aus dem Hypobasal hervor.

Schon bei geringer Ausbildung des Sproßteiles beginnt dessen Umlegung. Eine der Basalwand angrenzende, meist scheibenförmige Zelle des Hypobasals wird nach der Seite des ersten Keimblattes hin keilförmig und aufgetrieben gewölbt, worauf dann in ihr eine von der Außenfläche schief auf die Transversalwand führende Teilungswand auftritt (Fig. 12 *f*). Weiter folgt darauf an dieser Stelle eine beträchtliche Volumenzunahme der Zellen und eine starke Vermehrung derselben

namentlich an der nunmehr stark konvex auftreibenden Seite des Keimes (man vergleiche Fig. 12 u. 13). Durch diese einseitige Zellvermehrung wird zwar die epibasale Embryohälfte umgelegt, aber in ihrer halbkugeligen Form und in ihrem Zellengefüge nicht gestört (s. Fig. 12 u. 13). Auch der plasmatische Inhalt der Umlegezellen entspricht von allem Anfange an dem der Embryoträgerzellen, welcher sich durch seine Struktur für die haustoriale, der Ernährungstätigkeit des Keimes dienende Aufgabe von dem des Sproßteiles unterscheidet.

Lassen wir uns unsere Erörterungen über den ersten Entwicklungsgang des Keimes der S. denticulata auch durch eine fortgeschrittenere Entwicklungsphase desselben bestätigen, deren Zellenanordnung noch klar die früh gesonderten Organanlagen zu erkennen gibt (Fig. 13). Aus Prothallienlängsschnitten mit solcher Embryoform trennen wir diese von ihrem festhaftenden Embryoträger, so daß sie unter dem Mikroskope frei bewegt und in jeder gewünschten Lage studiert werden kann.

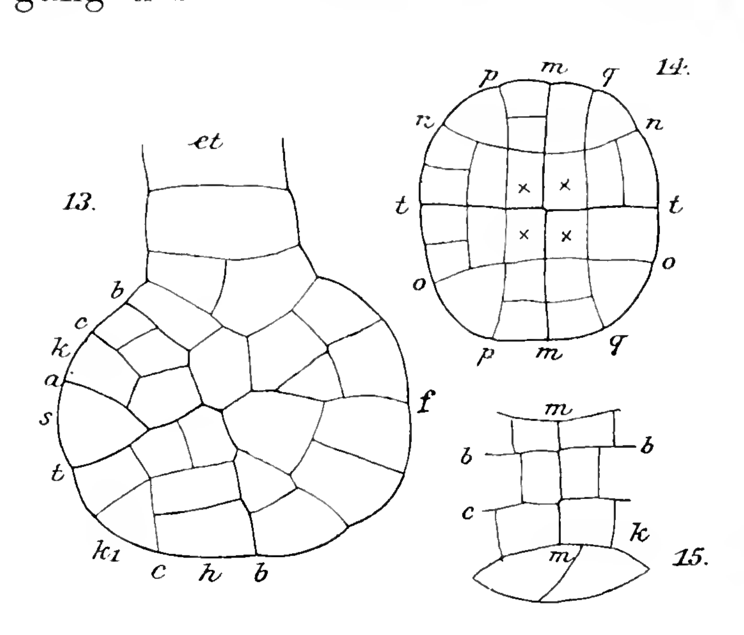


Fig. 13—15. S. denticulata. Vergr. 370. Fig. 13. Junger Embryo in seiner Medianebene liegend. *b* Basal-, *t* Transversalwand, auch die weiteren Bezeichnungen wie in Fig. 12. — Fig. 14. Der Embryo im Querschnitt seines Hypokotyls gesehen. *t* Transversal-, *m* Medianwand, *n*, *o*, *p* und *q* Wände, welche die erste Differenzierung des mit ×× bezeichneten Pleroms verursachen. — Fig. 15. Ansicht der Gegenfußseite des Embryos. *b* Basal-, *m* Medianwand, *k* Entstehungsstelle des zweiten Keimblattes, *c* Grenzwand desselben.

In seine Medialebene gelegt, zeigt ein solcher Keimling deutlich seine erste Teilung durch die etwas verstärkte Basalwand an (*b* in Fig. 13) und läßt auch erkennen, daß seine Umlegung lediglich durch eine der Basalwand angrenzende, einseitige, hypobasale Zellenwucherung hervorgebracht wurde (*f* in Fig. 13), wobei die umgelegte epibasale Hälfte in ihrem Aufbau ungestört geblieben ist.

Die epibasale Hälfte mit der Sonderung ihrer vier Organe zeigt gipfelwärts im ersten Quadranten die Anlage des ersten Keimblattes (k_1 in Fig. 13) und den Beginn seines Randwachstums durch eine antikline Teilung. In dem zweiten Quadranten ist die Zelle *s* die Anlagezelle des Stammes, welche von oben gesehen (Fig. 15) ihre erste, schief zu den Seitenwänden gerichtete Teilungswand aufweist, und die wenig hervortretende Zelle *k* (Fig. 13) die Anlage des zweiten Keimblattes. Der zylindrische Teil dieser Hälfte zwischen *c*—*b* stellt das Hypokotyl (*h*)

vor, welches im Querschnitt gesehen (Fig. 14) durch je zwei, zu beiden Seiten der Transversal- und Medianwand parallel verlaufende Wände (*n*, *o*, *p* u. *q* in Fig. 14) das achsile Stranggewebe (in Fig. 14 mit × bezeichnet) von dem der Rinde absondert.

In der Ebene der Transversalwand gesehen, zeigt der Keimling auch die deutliche Teilung durch die Mediane (*m* in Fig. 15), welche in der Ansicht der Gegenfußseite gesehenen Darstellung von der Stammanlagezelle bis zum Embryoträger führt und die Anlage des ersten Keimblattes (*k* in Fig. 15), sowie das Hypokotyl symmetrisch zerlegt.

Es tritt somit bei der Entwicklung des Keimes von S. denticulata die gleiche und frühe Anlage und Sonderung der Sproßorgane, nämlich die des Stammes, der beiden Keimblätter und des Hypokotyls auf,

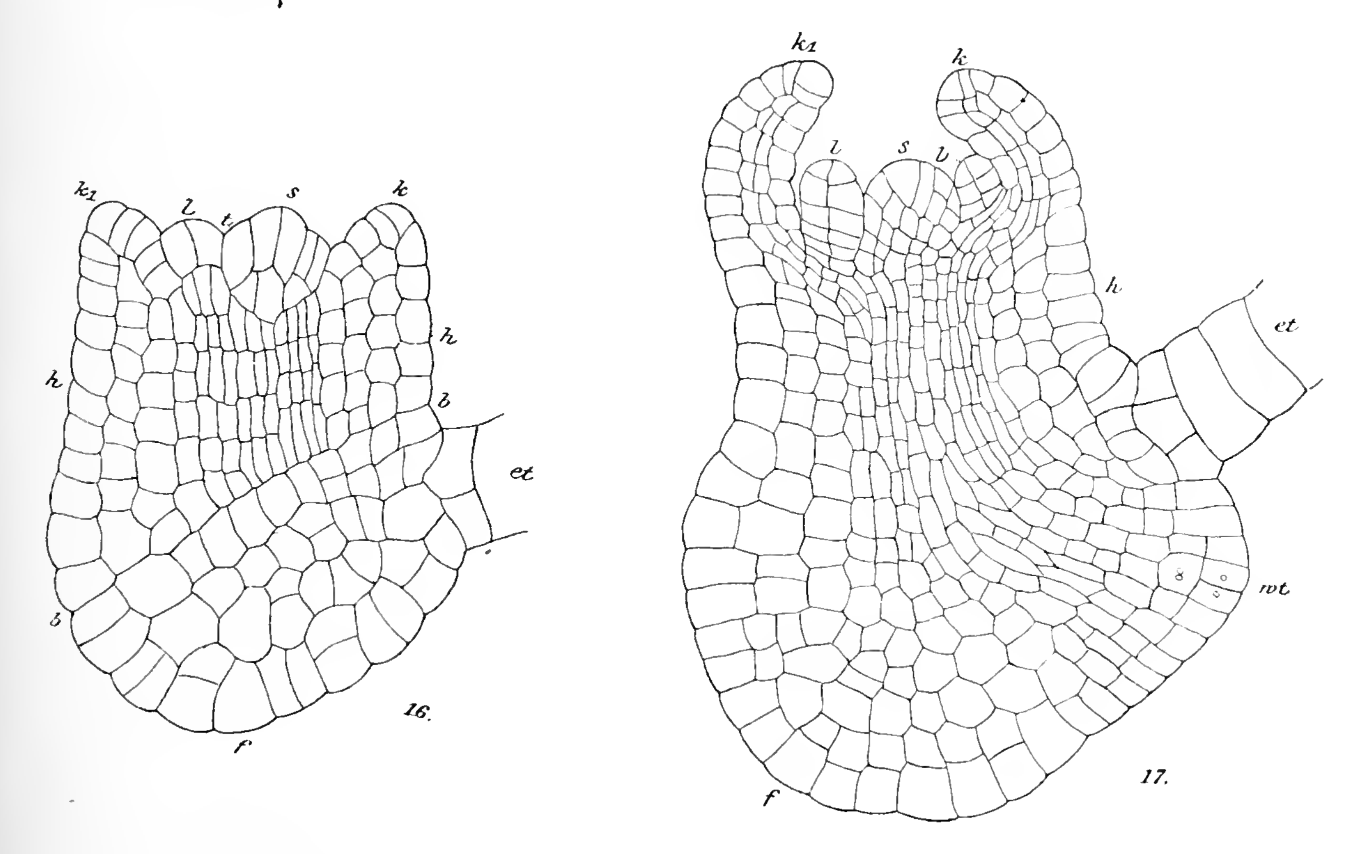


Fig. 16 u. 17. S. denticulata. Mediane Längsschnitte durch zwei Embryonen. k_1 erstes, *k* zweites Keimblatt, *l* Ligula, *s* Stammscheitel, *h* Hypokotyl, *b* Basalwand, *f* Fuß, *wt* erster Keimwurzelträger, *et* Embryoträger. Vergr. 370.

wie bei der S. Martensii, was bei den Selaginellen deswegen besonders hervorzuheben ist, da solche frühe Selbständigmachung der einzelnen Organe bei diesen Keimlingen stattfindet, obgleich sie inmitten sehr reicher Reservestoffe der Prothallien Ausbildung finden, gegenüber den Farnkeimlingen, von welchen Goebel[1]) als biologischen Grund ihrer frühen Organsonderung den zu ihrer Entwicklung vorhandenen geringen Vorrat an Reservestoffen im Mutterprothallium annimmt. Bei den Selaginellen zeigt vielleicht der innere Trieb des Keimes zum

1) Goebel, Organographie, pag. 450.

frühen Selbständigwerden seiner Sproßorgane die Notwendigkeit einer assimilierten Zukost zu den gespeicherten Reservestoffen an.

Die Weiterentwicklung der Embryonen bis zu ihrer Durchbruchsreife aus dem Prothallium ergibt sich leicht aus der Vergleichung der Figuren 16—18. Zunächst tritt eine stärkere Entwicklung des Hypokotyls hervor, wobei eine deutliche Scheidung zwischen Sproß- und Haustorialgewebe zunächst noch erhalten bleibt (*b* in Fig. 16), dann aber durch die Hervorwölbung des Fußes (*f* in Fig. 17), sowie durch die Anlage des ersten Keimwurzelträgers und seines prokambialen Anschlußgewebes an den Sproßteil verloren geht (Fig. 17 *wt*).

Hervorzuheben ist von dieser Entwicklung noch besonders für den Sproßteil die Ausweitung des Keimlings durch Vermehrung seiner Rindenschichten, ferner auch das energische Randwachstum der beiden Keimblätter und das frühe Auftreiben der Ligula des ersten Keimblattes. Im hypobasalen Teile wird durch die einseitige Wucherung des Grundgewebes die embryonale Achse nach und nach zur Achse des Embryoträgers und gleichzeitig zu der des Prothalliums in einem spitzen Winkel umgelegt, und wenn nun aus diesem Keimteile nahe dem Embryoträger der erste Keimwurzelträger hervortritt (Fig. 17 u. 18 *wt*), erhält der Embryo die gleiche charakteristische Form wie der von S. Martensii, nämlich eine solche, welche Fuß und Embryoträger zwischen Sproßteil und Keimwurzelträger angeordnet aufweist, obgleich ihre Haustorialorgane, Fuß und Keimwurzelträger, nicht von homologen Teilen der Eizelle abstammen.

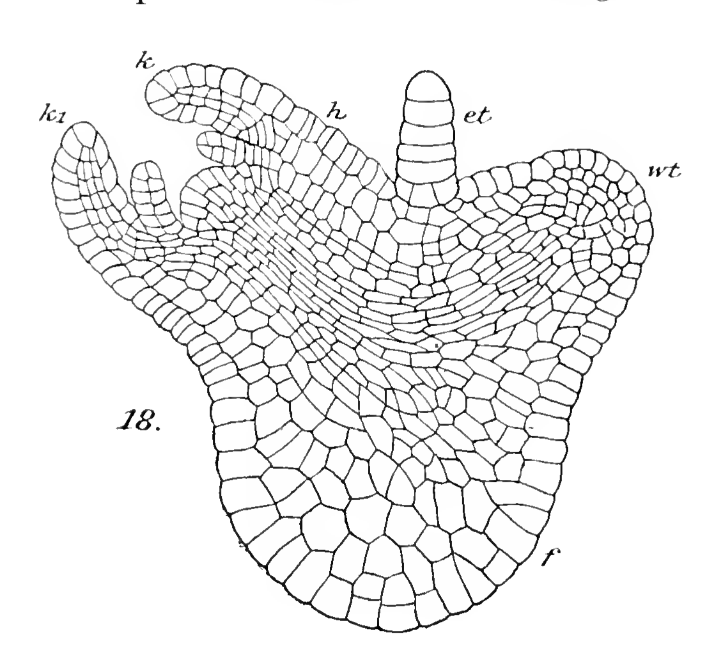


Fig. 18. S. denticulata. Ein zum Hervorbrechen aus der Spore reifer Embryo im medianen Längsschnitt. *f* Fuß, *h* Hypokotyl, *wt* erster Keimwurzelträger mit Wurzelanlage, *et* Embryoträger, k_1 erstes Keimblatt mit Ligula, *k* zweites Keimblatt. Vergr. 150.

Der erste Keimwurzelträger nimmt eine gleiche, sekundäre Entstehung am Keimling wie der von S. Martensii (Fig. 17 *wt.*); er erreicht hier aber eine geringere Ausdehnung. Meist noch vor dem Durchbruche des Keimlings entsteht schon die Wurzelanlage in ihm (Fig. 18 *wt.*).

Über die Entwicklung der Stammknospe soll noch einiges angeführt werden. Die Stammutterzelle wird, wie schon hervorgehoben, während ihrer Zerlegung allmählich von der Seite her auf die Mitte

der embryonalen Achse gerückt (vgl. Fig. 13 u. 16). Daß sie ein besonderes Organ des Embryos darstellt, zeigen auch bei dieser Art einmal ihr dichter plasmatischer Inhalt, in welchem die Zellteilungen schwer erkennbar sind, dann auch ihre eigenen, zu ihren Seitenwänden meist schief gerichteten Teilungen, die zu anderen Teilungen des Embryos keine Beziehungen haben.

Wie bei S. Martensii sind auch hier gesetzmäßig übereinstimmende Teilungen nicht hervorzuheben. Die erste Teilung, schief zu den Seiten gerichtet (Fig. 19 *A*), geht nicht immer durch die Mitte der Stammmutterzelle. Die weiteren schiefen und parallel zu den Seiten gerichteten Zerlegungen führen auch hier in einzelnen Fällen vorübergehend auf die Anlage einer dreiseitigen Scheitelzelle für die Organmitte (Fig. 19 *C*). In anderen Fällen wird solche Zelle nicht gefunden (Fig. 19 *D*); doch zeigen sich immer einige Zellen der Mitte, in der Medianebene des Embryos gesehen, keilförmig zugeschnitten.

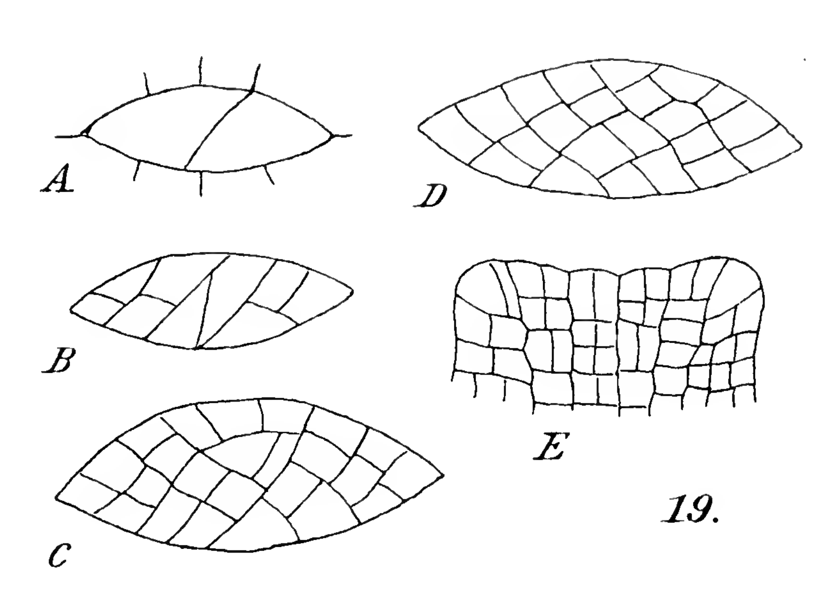


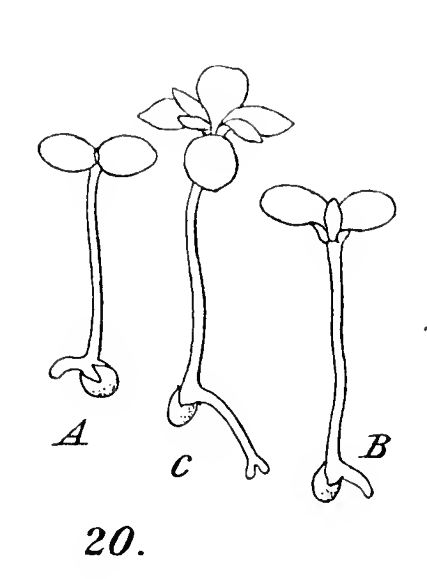
Fig. 19. S. denticulata. Scheitelansichten von Embryonen in verschiedenen Entwicklungsstadien. *A—D* Vergr. 550. *E* Längsschnitt durch eine junge Dichotomieanlage. Vergr. 300.

Der aus der zerlegten Stammmutterzelle gebildete Zellkörper wölbt sich während seiner Teilungen zwischen den ihn schnell überwachsenden Keimblättern langsam wulstig hervor, ohne als einachsiger Stammscheitel eine besonders deutliche Ausprägung zu erhalten. Vielmehr macht sich eine frühe Scheitelgabelung in der Ausbildung zweier seitlicher Wachstumszentren geltend, so daß der Embryo bei seiner Durchbruchsreife hier wie auch bei S. Martensii die fertig angelegte Scheiteldichotomie mit den charakteristischen dreiseitigen Scheitelzellen an den beiden Vegetationspunkten zeigt (Fig. 19 *E*).

Die schönen Keimpflanzen dieser Art, von welchen ich hier vier verschiedene Entwicklungsformen abbilde (Fig. 20 u. 21), besitzen zwei große, abgerundete und ganzrandige Keimblätter, die sich von den anderen Blättern, welche zugespitzt und gezähnelt sind, unterscheiden (Fig. 20 u. 21). Beide Gabeläste der Keimpflanze werden gleichmäßig entwickelt (Fig. 20 *C* und 21). Das Hypokotyl ist radiär wie bei anderen

Arten gebaut, und die dorsiventrale Ausbildung der Zweige beginnt erst mit der Gabelung der Pflanze.

Von den drei zu erwartenden Keimwurzelträgern mit ihren Wurzeln werden des öfteren nur zwei entwickelt. Der dritte kann aber durch Zerstörung eines vorhergehenden zur Anlage und Hervorbildung veranlaßt werden. Stengel und Wurzeln wachsen mit Scheitelzellen. Die Wurzeln bringen Rhizoide hervor.



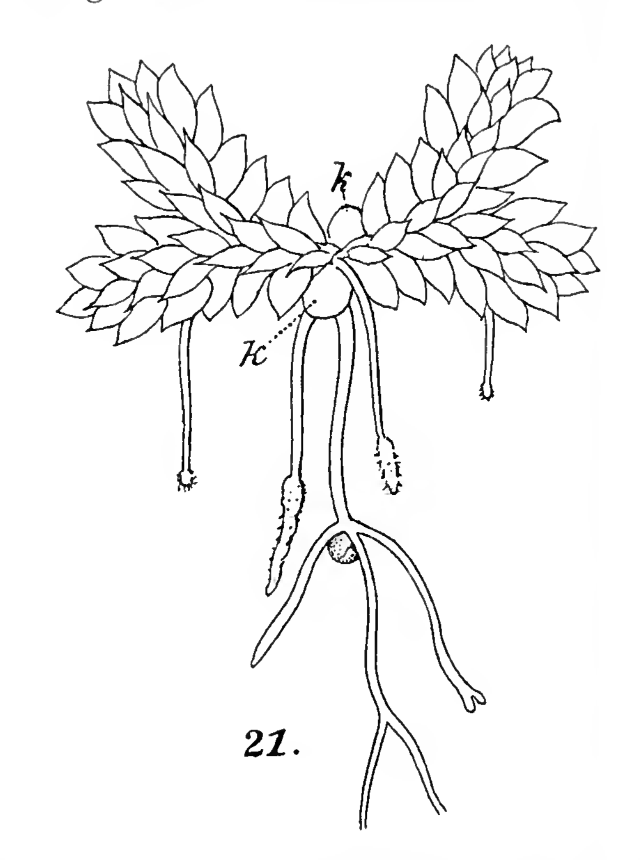


Fig. 20 u. 21. S. denticulata. Junge Keimpflanzen in verschiedenen Entwicklungsformen. *k* die beiden Keimblätter. Vergr. 6.

2. Selaginella rubricaulis.

Auch hier tritt an Embryonen mittlerer Entwicklungsgröße die bereits an der vorigen Art hervorgehobene quere Scheidung zwischen den epibasalen Sproßorganen und den hypobasalen Haustorialorganen deutlich hervor (Fig. 28). Diese Abgrenzung ist hier äußerlich durch eine Einschnürung, innerlich durch die etwas verdickte ursprüngliche Basalwand, ferner auch durch den unterschiedlichen plasmatischen Inhalt in den Zellen der geschiedenen Embryoteile besonders gut ausgeprägt, und wir gewinnen an diesem Keimlinge einen besten Vertreter des schon hervorgehobenen neuen Embryotypes der Selaginellen.

Die verhältnismäßig große Eizelle teilt sich zuerst durch die senkrecht zur Achse des Archegoniums verlaufende Basalwand, worauf dann jede der beiden Embryohälften durch die Transversalwand, ganz wie bei dem Farnkeimling, in vier Quadranten zerlegt werden kann (Fig. 61 *a* auf Seite 217). Dehnt sich darauf der junge Embryo aus und schiebt ihn der aus einem Quadranten der hypobasalen Hälfte auswachsende Embryoträger ein wenig in das kleine Prothallium hinein,

so wird durch solche Längsteilung mittels der Transversalwand die Fußhälfte (in den Zeichnungen die rechte) mit den Quadranten des ersten Keimblattes und des Fußes von der Gegenfußhälfte (der linken) mit den Quadranten der Stammknospe sowie des zweiten Keimblattes und dem Embryoträger geschieden (Fig. 22).

Man trifft aber auch Fälle an, bei welchen der Embryo gleich nach der Teilung durch die Basalwand besonders in seiner hypobasalen Hälfte vergrößert wird und der Embryoträger vor dem Auftreten der Transversalwand auswächst (Fig. 61 auf pag. 217). Der Embryoträger erhält nur geringe Ausdehnung und bleibt meist auf eine besonders aufgetriebene Zelle beschränkt (*et* in den Fig. 22—27).

Die Umlegung der embryonalen Achse wird auch hier namentlich durch ein reges Wachstum in dem hypobasalen Fußquadranten früh begonnen (Fig. 23—26).

Besonders klar treten epibasal die frühen Anlagen der Sproßorgane hervor, so die Anlage der Stammknospe *s* durch die Wand *a* (Fig. 23), auch die Scheidung des epibasalen Gipfels durch die Scheidewände *c* (Fig. 24), wodurch dann die Anlage der beiden Keimblätter vollendet und auch deren nicht gleichwertiger Ursprung gekennzeichnet erscheint. Es wurde schon hervorgehoben, daß das erste Keimblatt, nämlich das der Fußseite, von dem ganzen Gipfel des entsprechenden Quadranten fundiert wird und das zweite nur aus dem Rest des entsprechenden Quadrantengipfels, der nach dem Abteilen der Stammutterzelle erübrigt wurde (Fig. 24).

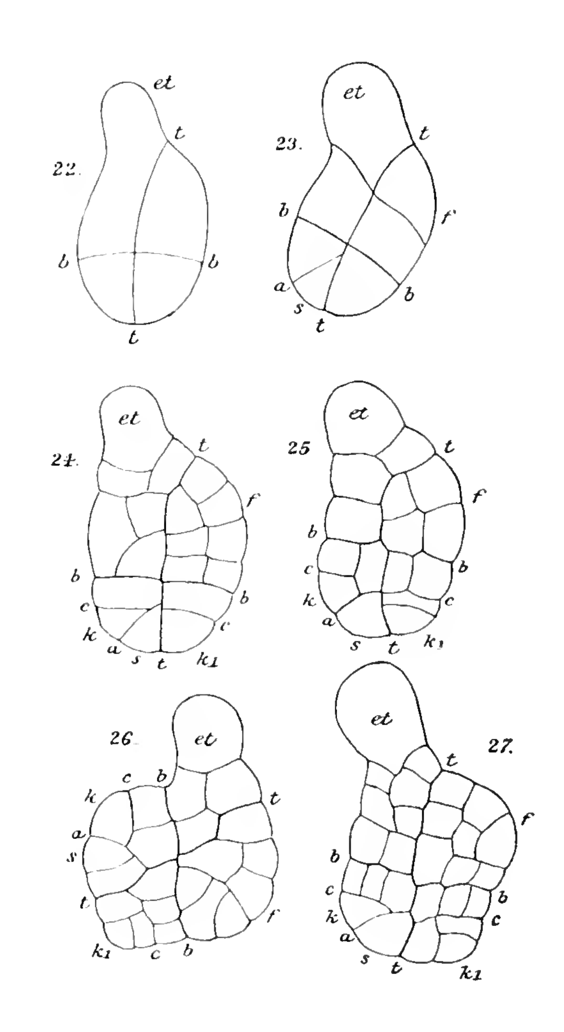


Fig. 22—27. S. rubricaulis. Junge Entwicklungsstadien des Embryos. *b* Basal-, *t* Transversalwand, *et* Embryoträger, *f* Fuß, *a* die den Stammscheitel (*s*) abteilende Wand, *c* die die beiden Keimblätter k_1 und *k* abteilenden Wände. Vergr. 275.

Somit haben wir auch hier die schon bei der S. Martensii gesehene und auch für S. denticulata hervorgehobene frühe Entstehung der Sproßorgane, welche auch genau die gleiche Wachstumsweise aufnehmen (Fig. 25—28), wobei die frühe Differenzierung der Ligula des ersten Keimblattes namentlich in den Zeichnungen von Fig. 26, 27, 28, 31 und 32 deutlich erkennbar wird.

Die Verfolgung der Teilungen in der Stammutterzelle bestätigen nur Bekanntes. Die beiden ersten Teilungen in ihr (Fig. 29) sind schiefe, diesem Organe eigene, welche weder mit der Median- (*m*) noch Tangentialwand (*t*) im Einklang stehen. Sie führen auch hier nicht in allen Fällen auf eine vorübergehend herrschende, dreiseitige Scheitelzelle (Fig. 30 u. 31) und bringen es früh, bevor noch an der Stammknospe eine Blattanlage sichtbar wird, zur dichotomischen Ausbildung der Stammscheitelanlage. Bei der Durchbruchsreife des Embryos (Fig. 32) vollzieht sich die dichotomische Zerlegung des Stammscheitels in zwei Höcker mit dreiseitigen Gipfelzellen, die kreuzständig zur Keimblätterebene divergente Wachstumsrichtung anstreben.

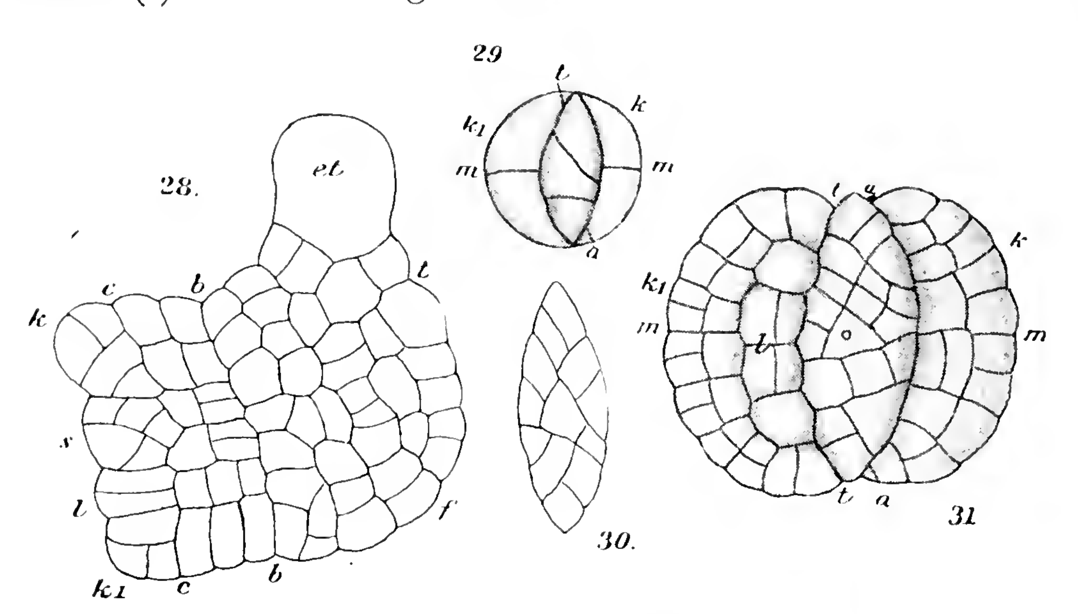


Fig. 28—31. S. rubricaulis. Vergr. 370. Fig. 28. Junger Embryo im Längsschnitt seiner Medianebene gesehen. — Fig. 31. Scheitelansicht desselben. — Fig. 29 u. 30. Scheitelansichten von jugendlichen Entwicklungsstadien. Die Bezeichnungen wie an vorher gebrachten Beispielen.

Das hypobasale Gewebe hat sich bei der Durchbruchsreife dieses kleinen Embryos kaum zu einem wenig hervortretenden Fuße ausgebildet

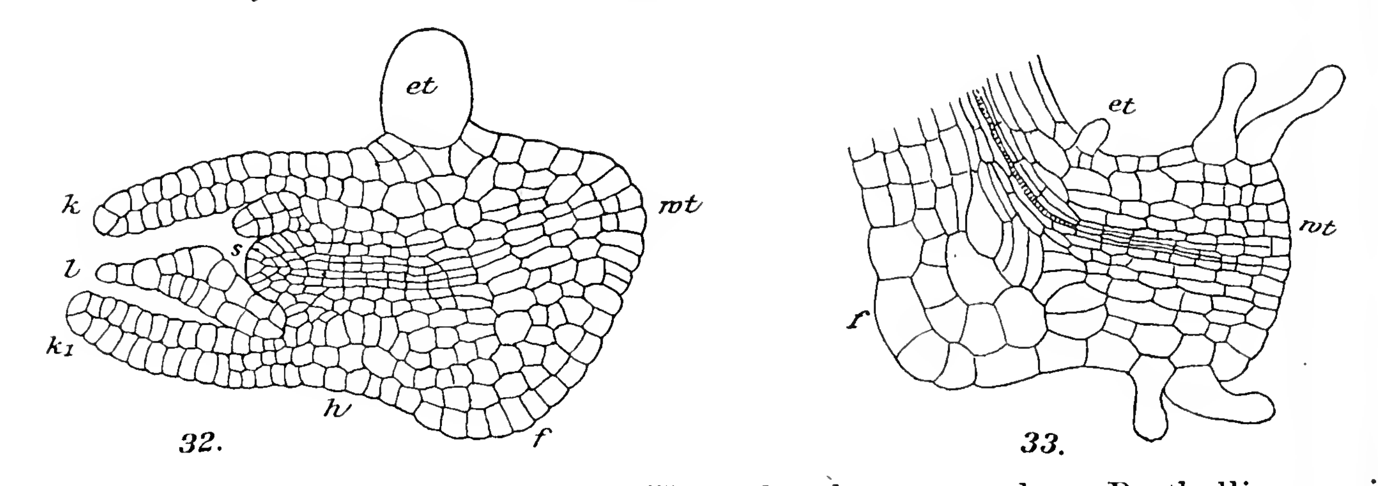


Fig. 32. S. rubricaulis. Ein zum Hervorbrechen aus dem Prothallium reifer Embryo. Die Bezeichnungen wie vorher. Vergr. 150.

Fig. 33. S. rubricaulis. Der untere Teil einer jungen Keimpflanze. *f* Fuß, *et* Embryoträger, *wt* Wurzelträger. Vergr. 100.

(Fig. 32 *f*), und der erste Keimwurzelträger findet auch hier neben dem Embryoträger als ein sekundär hervortretendes Keimlingsorgan seine Anlage (Fig. 32 *wt.*). Er erhält durch ein gut hervortretendes Scheitelwachstum ein besonders klares Gepräge und erreicht an diesem

kleinen Embryo ansehnliche Größe, oft die doppelte der in Fig. 33 gezeichneten. Erst nach dem Hervortreten der Keimpflanze aus dem Prothallium zeigt sich die Wurzelanlage. Als Vorbereitung hierzu wachsen oberflächliche Zellen an den Seiten des Wurzelträgerscheitels zu Haarwurzeln aus (Fig. 33), und später, wenn die Wurzel aus ihrem Träger hervorgetreten, treibt noch jede seiner Oberflächenzellen interkalar zu Rhizoiden aus. Auch die eigentlichen Wurzeln, welche mit dreiseitigen Scheitelzellen wachsen, entbehren der Haarwurzeln nicht.

Der zweite Keimwurzelträger wird stets entwickelt (Fig. 35), aber der dritte kommt selten zur Anlage.

An der Keimpflanze erlebt man wieder, daß, wie bei S. Martensii nur der eine der beiden Gabeläste zum kräftigen Wachstum gelangt, während der andere als schlummernde Knospe zurückbleibt (Fig. 34 und 35 *ga* der zurückbleibende Gabelast). Das Hypokotyl der Keimpflanze erhält auch, wie dies für andere hervorgehoben, den radiären Bündelbau, dessen Dorsiventralität erst in den Gabelästen beginnt. Die beiden Keimblätter der Keimpflanze unterscheiden sich durch eine abgerundete Form von den folgenden Blättern, welche zugespitzt erscheinen.

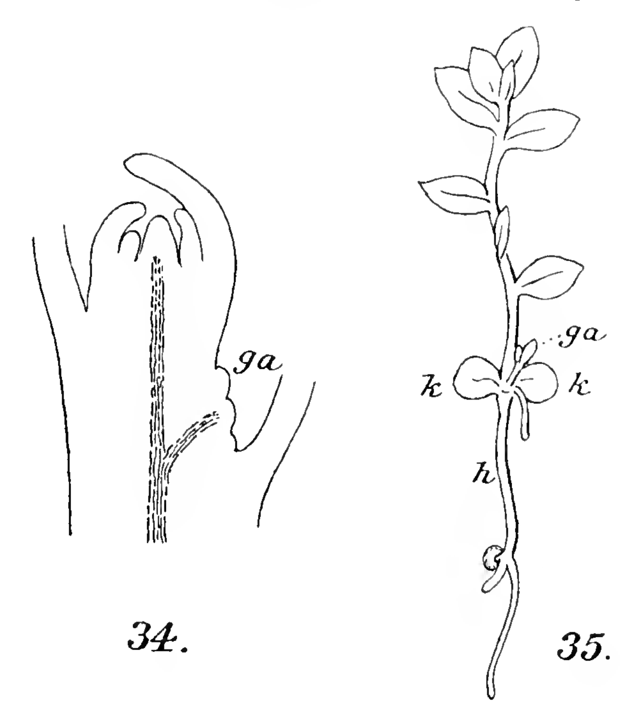


Fig. 34 u. 35. S. rubricaulis. Fig. 34. Oberer Teil einer jungen Keimpflanze. *ga* zurückbleibender Gabelast. Vergr. 80. — Fig. 35. Keimpflanze. *h* Hypokotyl, *k* Keimblätter, *ga* zurückgebliebener Gabelast. Vergr. 5.

Bemerken will ich noch, daß die beiden Arten S. denticulata und S. rubricaulis, die ihrer Merkmale wegen im System einander nicht nahe kommen, dennoch einen embryonalen Entwicklungsverlauf aufweisen, welcher sich von dem der S. Martensii namentlich in der Ausbildung des Hypobasals wesentlich unterscheidet. Vielleicht darf man aus solcher Erfahrung folgern, daß der embryonale Typus der S. rubricaulis der häufiger vorkommende sein könnte und der von S. Martensi auf deren Gruppe beschränkt sei.

3. Selaginella Galeottei.

Bei dieser Art tritt uns eine eigenartige, höchst interessante Pflege des Keimes und Entwicklung desselben entgegen.

Das befruchtete und mit der Erziehung des Embryos beschäftigte Prothallium weist stets im Inneren seines Gipfels einen durch eine Auf-

lösung von Zellen gebildeten Hohlraum auf (Fig. 36). Öffnet man ein solches Prothallium, so findet man diese Höhlung mit einer ziemlich klaren und sehr schwach sauer reagierenden Flüssigkeit angefüllt, in welcher degenerierte Zellen und Zellrudimente schwimmen. Am Grunde dieser Höhlung zeigen sich ein, nicht selten auch mehrere Embryonen vcn ungleicher Entwicklung, in langen Schläuchen eingeschlossen, deponiert, wo sie meist von Zellrudimenten dicht umdrängt erscheinen, ja sich in solche eingeschoben oder eingebort haben (Fig. 36).

Solch ein im Innern der Prothalliumkuppe durch den Abbau und die Auflösung gerade der dichtesten Zellmassen gewonnener Hohlraum reicht immer nur bis zur Basis oder den Ursprungsstellen der Rhizoidhöcker; auch bleibt er während der ganzen Entwicklungszeit des Embryos auf den oberen Teil des Prothalliums beschränkt. In diesem Raume erreicht der Keimling seine ganze Ausbildung bis zur Durchbruchsreife. Auch wird sein Sproßteil bei seinem Bestreben, hervorzubrechen, noch einige Zeit von den sich ausdehnenden peripherischen Zellschichten der Kuppe in Form einer Kalyptra schützend umschlossen.

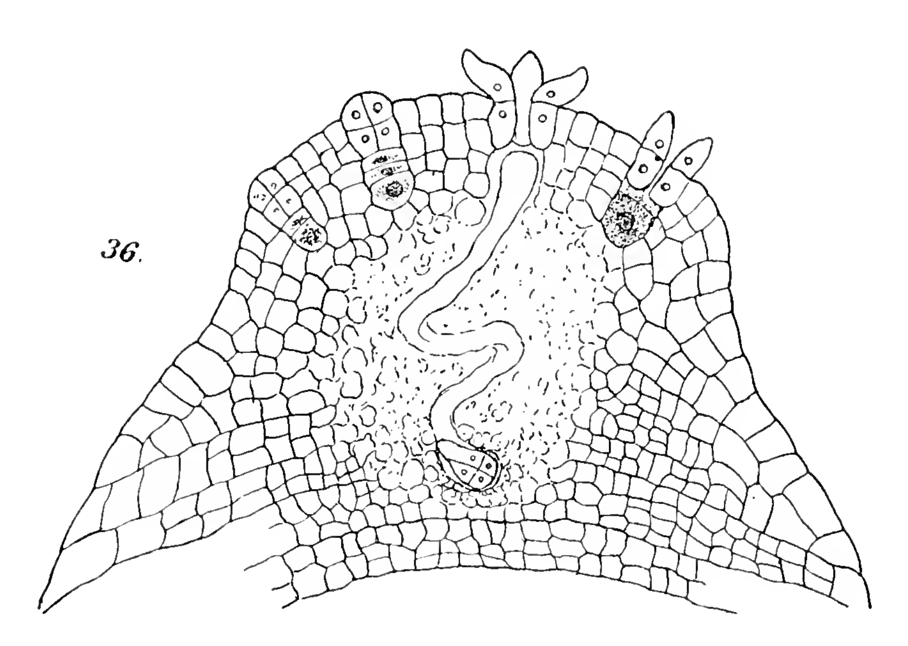


Fig. 36. S. Galeottei. Längsschnitt durch den Gipfel des Prothalliums, der die Rhizoidhöcker nicht getroffen, mit jungem Embryo im Embryoschlauch. Vergr. 150.

Erst nach der Durchbruchsreife der Keimpflanze beginnt deren Fuß mit seinem charakteristischen Wachstum zur Ausbeutung auch des unteren, eigentlichen Nährgewebes tiefer in das Prothallium einzudringen und die ganze Spore zu erfüllen.

Selbst die jüngsten Entwicklungsstadien des Keimlings lassen sich mit Hilfe von Färbemitteln in dieser eigenartigen Embryowiege, in diesem Wust von Zelltrümmern leicht durch eine intensivere Aufnahme des Farbstoffes erkennen. Namentlich hat mir wässerige Safraninlösung für die Erkennung des Embryos im Prothallium gute Dienste getan.* Wir unterrichten uns nun über den bemerkenswerten, von Bekanntem sehr abweichenden Entwicklungsgang dieses Keimlings.

Das für eine Befruchtung reife Archegonium zeigt einen geöffneten Hals, aus dem die verschleimten Kanalzellen ausgetreten sind und die

Eimutterzelle nach dem Grunde des Halskanals hin ausgeweitet wurde (Fig. 50). Ob diese wichtige, das Ei einschließende Zelle nach dem Kanale des Archegoniums hin auch während der Befruchtung eine feine, den Zutritt der Spermatozoiden zum Ei nicht hemmende Membran behält, also das Ei nicht entblößt der Befruchtung darbietet, vermochte ich nicht mit Sicherheit festzustellen. Aber diese Membran tritt gleich nach der Befruchtung und Sonderung des Eies in dieser Zelle deutlich hervor (Fig. 50).

Während das befruchtete Ei mit einer Zellhaut umkleidet wird und seine erste Teilung eingeht, beginnt die den jungen Embryo umschließende Membran seiner Mutterzelle (*em* in Fig. 50) nach abwärts, dem Innern des Prothalliums zu, sich auszustülpen und weiter zu einem langen Schlauche auszuwachsen (Fig. 37), der mit dem Embryo an seinem Grunde abwärts drängt. Man erkennt schon beim Beginn des Vordringens dieses askogonen Sackes mit seinem Embryo, daß die diesem entgegenstehenden Zellen des Prothalliums durch ausgeschiedene, zellauflösende Sekrete aus ihrem Zusammenhange gelockert und zerstört werden. So entsteht in der Prothalliumkuppe der hohle, mit einem Chaos von Zellrudimenten erfüllte Raum, welcher von einem oder mehreren aus Eimutterzellen hervorgegangenen Embryoschläuchen in unregelmäßigen Krümmungen und Weiten durchzogen wird. Diese Schläuche besitzen eine außerordentlich feine Membran, erscheinen auch in der Nähe des Keimlings mit Plasma erfüllt, dehnen sich mit der Vergrößerung des Embryos entsprechend aus und zerfallen endlich.

Es tritt bei diesem Befunde klar hervor, daß dieser schlauchartige Embryosack dem jungen Embryo genau dieselben Dienste erweist, welche bei anderen Arten der Embryoträger zu verrichten hat, nämlich durch zellauflösende Enzyme den Zellanbau des Prothalliums in der Umgebung des Keimes zu lockern, ihn tiefer in das Innere des Prothalliums zu führen und für seine erste Ernährung zu sorgen. Somit wird bei dem Embryo von S. Galeottei ein Embryoträger überflüssig, der denn auch stets nur in verkümmerter Form als ein Rudiment desselben auftritt (man vgl. z. B. Fig. 41, 43, 49 u. a.).

Es unterliegt keinem Zweifel, daß die geschilderte eigenartige Erscheinung bei der embryonalen Entwicklung in diesem Prothallium lediglich von den chemisch-physiologischen Einwirkungen des jungen Embryos auf seine Umgebung hervorgerufen wird, welche die Schlauchbildung aus der Membran der Eimutterzelle veranlaßt und die enzymatischen Zellauflösungen bewirkt. Die Entwicklung dieses Embryos soll nunmehr Darstellung finden.

Die befruchtete Eizelle teilt sich im Archegonium zuerst durch eine Ebene, die in der Richtung der archegonialen Achse verläuft (Fig. 7 u. 50), was schon eine wesentliche Abweichung von der ersten Teilung der Eizelle bei den anderen Typen ausmacht. Diese Wand ist, wie aus dem Verlaufe der weiteren Entwicklung ersichtlich wird, die Transversalwand (Fig. 37, 38, 39 u. a.). Hierauf streckt sich der Keimling (Fig. 7) und wird in dieser Entwicklungsform durch seinen schlauchartigen Embryosack in das Prothallium geführt, wobei er eine birnen-, auch keulenförmige Gestalt annimmt (Fig. 37—39). Sein konisch verjüngtes Ende, welches meist nach dem Prothalliumscheitel gerichtet erscheint, aber auch in anderen Richtungen angetroffen werden kann (z. B. in Fig. 38), stellt den zwar früh hervortretenden, aber rudimentär bleibenden Embryoträger dar.

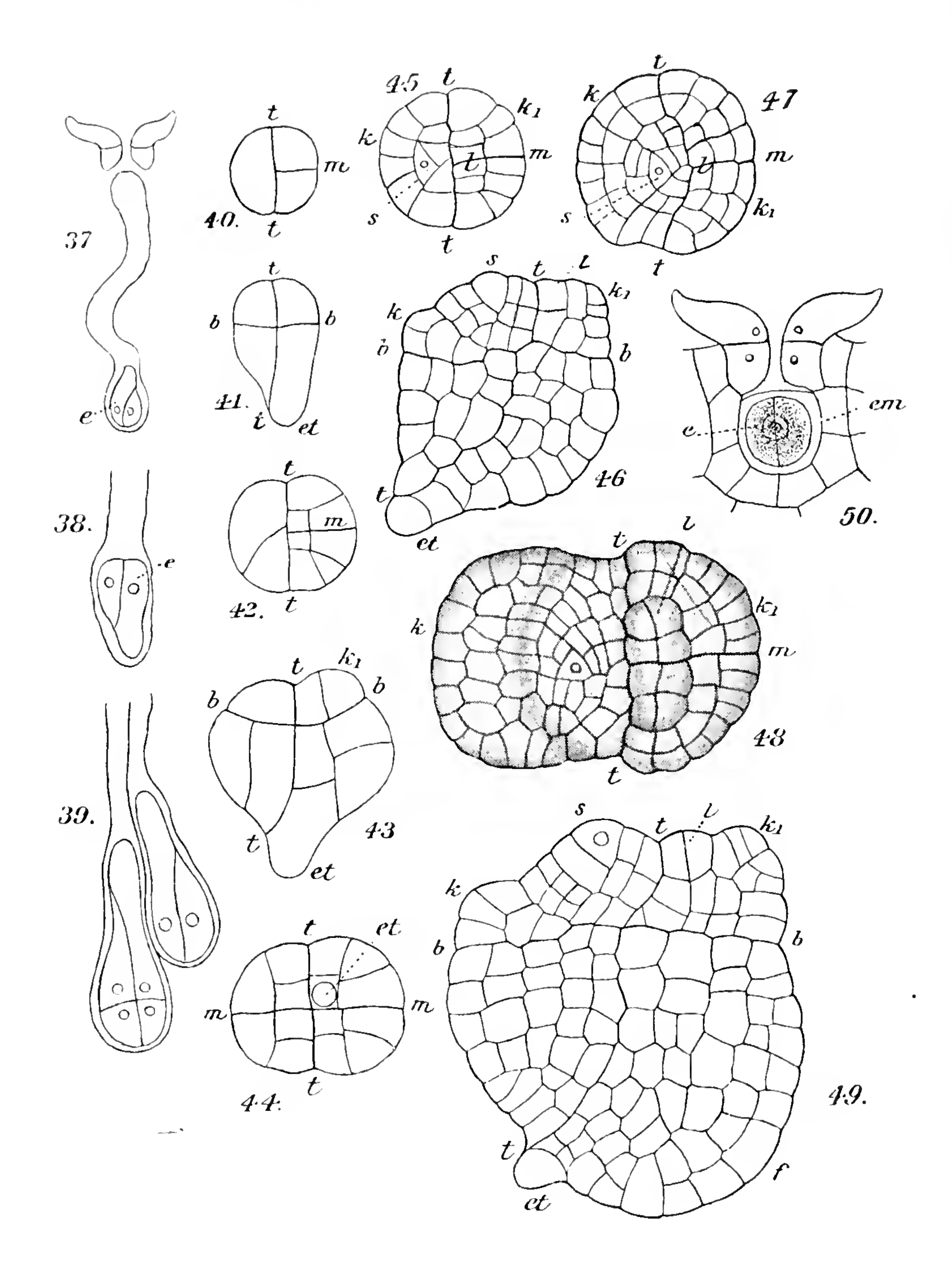


Fig. 37—50. S. Galeottei. In den Figuren ist *b* Basal-, *t* Transversal-, *m* Medianwand, *et* Embryoträger, k_1 erstes und *k* zweites Keimblatt, *s* Stammscheitel, *l* Ligula. Fig. 38—49 Vergr. 230. — Fig. 37. Junger Embryo (*e*) im Embryoschlauch. Vergr. 150. — Fig. 38—39. Junge Embryonen mit ihren ersten Teilungen im Grunde ihres Embryoschlauches. — Fig. 40. Junger Embryo in der Scheitelansicht mit der Medianteilung (*m*) im Quadranten des ersten Keimblattes. — Fig. 41. Junger Embryo im Längsschnitt. — Fig. 42—44 sind von demselben Embryo Scheitelansicht, Ansicht im Längsschnitt und Ansicht von unten her. — Fig. 45 u. 47. Scheitelansichten von zwei verschiedenen Embryonen. — Fig. 46. Embryo mit den Anlagen der Sproßorgane im Längsschnitt. — Fig. 48 u. 49. Ein weiter entwickelter Embryo in der Scheitelansicht (Fig. 48) und im medianen Längsschnitt (Fig. 49). — Fig. 50. Geöffnetes Archegonium mit Eizelle in erster Teilung. *em* Membran der Embryomutterzelle. Vergr. 370.

Wie sich aus dem Vergleiche eines solchen Entwicklungs-

zustandes mit denen fortgeschrittener Formen ergibt, ist die mit dem Embryoträger ausgestattete Längshälfte die des ersten Keimblattes und Fußes, die Keimblattfußhälfte, die andere, mithin die des zweiten Keimblattes, die Gegenfußhälfte; letzterer gehört der Embryoträger nicht zu, was somit wieder eine Abweichung von anderen Embryotypen ausmacht.

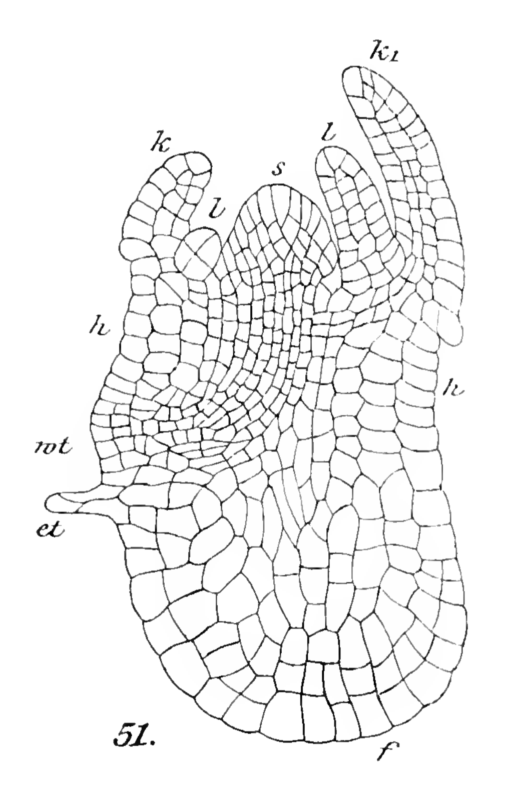
Die zweite Teilungswand, welche senkrecht zur ersten auftritt, erhält der Embryo während seiner Abwärtsführung oder an seiner Ruhelage (Fig. 39 u. 36), seltener schon im Archegonium. Diese Basalwand (Fig. 41 *b*) zerlegt den Embryo in einen tiefen, hypobasalen, und einen flacheren, epibasalen Teil. Sie vollzieht also die Zerlegung in die vier embryonalen Quadranten (Fig. 41). Hierauf kann auch gleich die symmetrische Medianteilung bemerkt werden (Fig. 40 *m*), welche die Oktantenbildung bringt, diese aber nicht in allen Teilen des Embryos ausführt. Die Medianwand (*m*) teilt von der epibasalen Hälfte den Quadranten des ersten Keimblattes, läßt aber den ganzen zweiten unzerlegt (Fig. 40) und schneidet das ganze Hypobasal, ohne den Embryoträger zu treffen (Fig. 44).

Nach dieser Teilung erleidet der Embryo ein auffallendes Wachstum in die Dicke (Fig. 43, 46 u. 49) und schreitet dabei zur Anlage seiner Sproßorgane. Man erkennt nun leicht, daß in der Aufteilung der Eizelle der epibasale Teil sehr gering fortgekommen ist. Die Basalwand (*b*) hat hier nur gipfelwärts soviel abgetrennt, als beim vorigen Typus die Wände *c* abschnitten (man vgl. z. B. Fig. 13 oder 26 u. 28 mit 46 oder 49), nämlich nur die Sproßorgane k_1, S und k ohne das Hypokotyl, welches dem hypobasalen Embryoteile zugehörig wird.

Wir prüfen das durch Figur 43 dargestellte Entwicklungsstadium. Der ganze, in der Zeichnung nach rechts gelegte Quadrant der epibasalen Häflte wird für das erste Keimblatt (k_1) ganz aufgebraucht. Die erste Teilungswand in ihm, welche parallel zur Transversalwand läuft, gibt schon die Grundlage zur Ligula dieses Blattes ab. Von oben gesehen zeigt ein solcher Embryo (Fig. 42) in diesem Quadranten die Medianwand (*m*), die Abgrenzung der Ligula und erste Teilungen zur Einleitung des Randwachstums, was dann in der weiteren Gestaltung die Figuren 45 und 46 besser zu erkennen geben.

Der zweite, zunächst noch auffallend zurückbleibende, in den Zeichnungen linksseitige Quadrant dieses Keimteiles (Fig. 43 *b*—*t*) zeigt von oben gesehen nicht die Medianteilung (vgl. auch Fig. 40) wie der Nachbarquadrant. Wir vermissen auch in ihm die bei anderen Typen bekannte frühe Sonderung der Stammutterzelle in Form eines der

Transversalwand zugeschnittenen Kugelzweiecks. Die erste Teilungswand hier, dem ganzen Quadranten zugehörig, verläuft schief zur Transversalwand (*t*) (Fig. 42), die zweite ebenfalls (Fig. 45), und darauf erst wird aus diesem Quadranten durch mehrere kleine Zellwände eine halbkreisförmige Stammscheitelpartie, der Transversalwand angrenzend, abgeteilt (Fig. 45 *s*), und der konzentrische Rand bleibt für das zweite Keimblatt übrig (*k* in Fig. 45). Es wird hier also auf demselben mit anderen Typen übereinstimmenden Gebiete ein anderer Weg zur Sonderung der Stammscheitelpartie eingeschlagen. Die abteilenden Zellwände sind innerhalb des Embryos schief zur Transversalwand gerichtet. Der weitere Ausbau des Stammscheitels unterscheidet sich nicht von Bekanntem. Auch hier führt er meist auf eine für kurze Zeit herrschende, dreiseitige Scheitelzelle (Fig. 47 u. 48), worauf dann auch die Auflösung



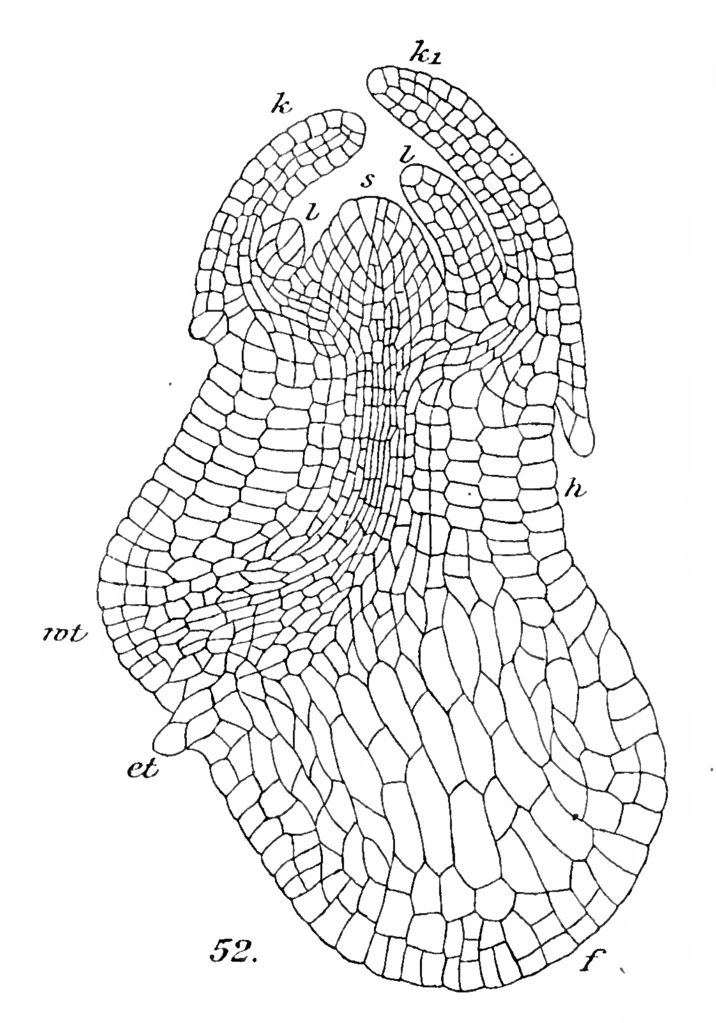


Fig. 51 u. 52. S. Galeottei. Mediane Längsschnitte durch Embryonen, bei denen die Anlage des ersten Keimwurzelträgers (*wt*) hervortritt. — Fig. 52. Ein zum Hervorbrechen aus dem Prothallium reifer Embryo. Vergr. 150.

derselben eintritt und die Anbahnung der Gabelung mit divergenten Wachstumsrichtungen folgt.

Der schon in jugendlicher Form voluminöseste, hypobasale Teil des Emrbyos (vgl. 41 u. 43) zeigt in seinen ersten Zerlegungen nahe der Basalwand Teilungen, die ganz einer frühen Sonderung des zentralen Pleroms entsprechen (Fig. 44). Dieser Teil wird ja auch, wie schon hervorgehoben, das Hypokotyl des Keimlings. An dieser Ansicht des Hypobasals vom rudimentären Embryoträger (*et*) aus (Fig. 44) interessiert

auch der Verlauf der Medianwand, welche zwar diesen Embryoteil halbiert, aber den Embryoträger selbst nicht trifft (Fig. 44, *et*), mithin derselbe nur einem Oktanten des Hypobasals angehört.

In der weiteren Ausbildung des hypobasalen Embryoteiles tritt namentlich die Bevorzugung der Fußseite hervor, wodurch der Sproßteil aufgerichtet und der junge Embryo recht bald gut fundiert erscheint (Fig. 46 u. 49). Darauf macht auch der Sproßteil wesentliche Fortschritte in der Entwicklung der Keimblätter und deren Ligula durch ein ergiebiges Randwachstum (Fig. 51). Auch der Stammscheitel erhebt sich und bahnt in der Entwicklungsphase der Fig. 51 die Scheitelgabelung an. Namentlich aber wird die rege Ausgestaltung des Hypokotyls durch eine interkalare Zellenvermehrung und eine deutlichere Differenzierung des zentralen Bündelgewebes von der Rinde (Fig. 51 *h*) bemerkenswert.

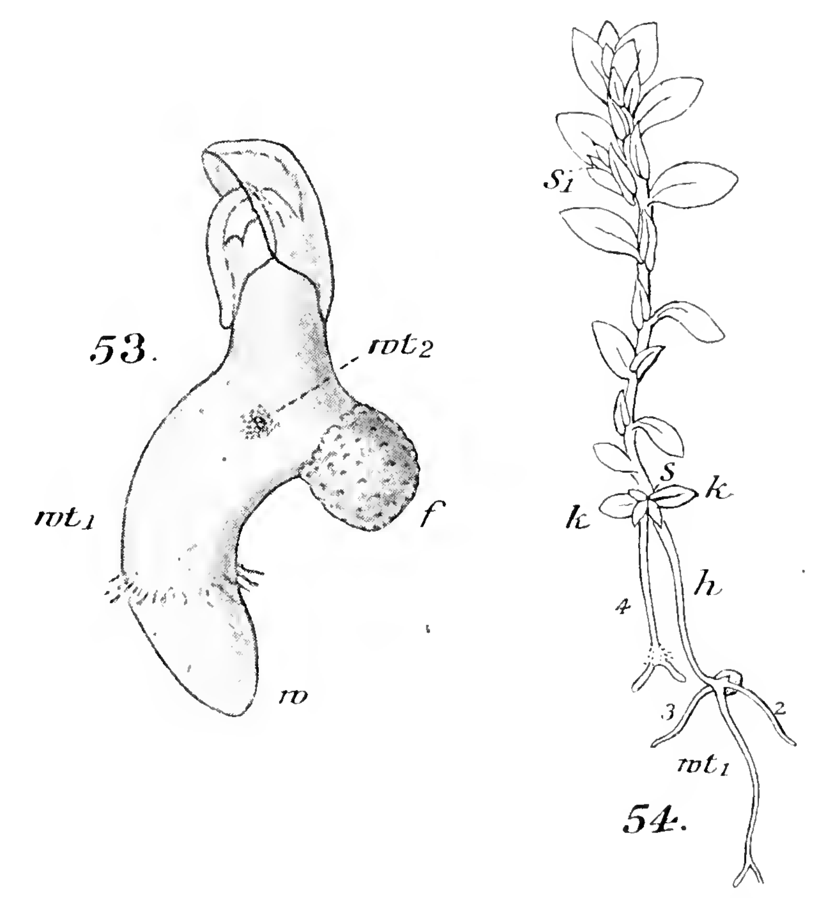


Fig. 53 u. 54. S. Galeottei. Junge Keimpflanze. Fig. 53. Eine Keimpflanze kurz nach ihrem Austritt aus dem Prothallium. *f* Fuß, wt_1 erster Keimwurzelträger mit seiner Wurzel (*w*), wt_2 Anlagestelle des zweiten Wurzelträgers. Vergr. 45. — Fig. 54. Keimpflanze mit den drei Keimwurzelträgern ($wt_{1,2,3}$) und dem aus der Gabelung hervortretenden Träger (4). *k* die beiden Keimblätter, *h* Hypokotyl und *s* auch s_1 zurückgebliebene Auszweigungen. Vergr. 3.

Bei solcher Entwicklungsform unseres Keimlings tritt endlich auch die sekundäre Anlage des ersten Keimwurzelträgers in Erscheinung (Fig. 51 *wt*), der hier, wie sein Auftreten bei dem rudimentären Embryoträger feststellen läßt, über Fuß und Embryoträger seinen Ursprung findet. Den gleichen Entstehungsort habe ich schon für die artikulaten Formen S. Kraussiana und S. Poulteri angegeben, während bei den Nichtartikulaten der erste Keimwurzelträger zwischen den genannten Haustorialorganen hervortritt. Die Art und Weise der Anlage und des Wachstums dieses Organes stimmt mit Bekanntem überein (Fig. 52 *wt*), und wir erhalten hier bei einem durchbruchsreifen Embryo (Fig. 52) die gleiche schon von S. Poulteri in demselben Entwicklungsstadium gezeichnete Form[1]).

1) Bruchmann, a. a. O. pag. 43, Fig. 40.

Die junge Keimpflanze (Fig. 53) ist von denen der S. Kraussiana und S. Poulteri nicht wesentlich verschieden. Früh schon macht sich auch hier die Anlage des zweiten Keimwurzelträgers auf der einen Seite (Fig. 53 wt_2) und die des dritten auf der entgegengesetzten bemerkbar. Hervorzuheben ist auch die starke Ausbildung des Fußes an der jungen Keimpflanze, der namentlich nach dem Durchbruche des Keimlings eine rege Tätigkeit entfaltet. Mit einem ergiebigen Oberflächenwachstum bildet er sich zu einem kopfförmigen Gewebekörper aus, der schließlich die ganze Spore ausfüllt und selbst für große Keimpflanzen von der Fig. 54 noch nützlich wirkt.

Während die jungen Keimpflanzen von S. Kraussiana und S. Poulteri beide Gabeläste gleich stark hervortreiben, kommt bei S. Galeottei meist nur einer zur Entwicklung (Fig. 54); auch treten an ihr im weiteren Wachstumsverlaufe anfänglich gern noch weitere schlummernde Knospen auf (s_1 in Fig. 54).

Das Hypokotyl zeigt den bekannten monarchisch radiären Bündelbau, dessen Mitte die Erstlingstracheiden einnehmen. Darauf erhalten die Internodien der ersten Verzweigung ein Bündel mit zwei lateralen Erstlingstracheiden, aus welchem dann für die weiteren Verzweigungen die für diese Art charakteristischen zwei lateralen Bündelstränge hervorgehen.

Die bei der erwachsenen Pflanze besonders gut hervortretenden Artikulationen sind an der ersten Auszweigung der Keimpflanze nicht zu erkennen. Sie treten aber schon bei der zweiten schwach und bei den weiteren immer deutlicher auf. Ihre biologische Bedeutung wird auch durch die Keimpflanze nicht klar. Sie dürfte aber hauptsächlich darin bestehen, für die Auszweigungen gute Gelenkfestigkeit herzustellen und der Zirkulation der Säfte an solchen Orten guten Spielraum zu geben.

Die zweiten und dritten Keimwurzelträger treten an den Keimpflanzen der S. Galeottei hervor, wie dies auch für die von S. Kraussiana und S. Poulteri bemerkt wurde (Fig. 11). Während aber die Bündel der Wurzelträger der letztgenannten Arten monarchisch zentralen Bau haben, werden die von S. Galeottei monarchisch kollateral entwickelt.

Besonders wertvoll erscheint mir das von S. Galeottei neu gewonnene Faktum des eigenartigen Aktes der Embryopflege mittels eines Embryoschlauches. Nun stimmen aber die erwachsenen Embryonen von S. Poulteri und S. Kraussiana in bezug auf Form und Organanordnung mit denen von S. Galeottei überein; auch unterliegt die systematische Zusammengehörigkeit der genannten Arten keinem Zweifel. Daher darf

vermutet werden, daß auch bei S. Kraussiana, S. Poulteri und überhaupt bei allen Artikulaten die Führung des Embryos vom Archegonium fort in das Nährgewebe des Prothalliums hinein durch die zu einem Schlauche auswachsende Eimutterzelle übernommen wird, welche Dienstleistung bei den Nichtartikulaten ein dem Embryo selbst zugehöriges Organ, der Embryoträger, ausführt. Der Embryoträger der Artikulaten-Keimlinge wird daher nur in einer rudimentären Form vorkommen und somit kund tun, daß diese Form der Embryopflege eine sekundäre ist, und also die Artikulaten eine neuere, aus den Nichtartikulaten hervorgegangene Selaginellen-Gruppe darstellen.

Den Grund zu solcher abweichenden Art der Einführung des Embryos in das Nährgewebe dürfte man in den allen Artikulaten zukommenden großen und tiefen Muttersporenformen suchen. Da hier die Eimutterzelle die wichtige Aufgabe übernommen, welche in anderen Fällen der Embryo selbst ausführt, so bleibt ihm offenbar eine erhebliche Energie für weitere Bauzwecke erhalten.

Die bis dahin vorliegenden Arbeiten über die Embryologie von S. Kraussiana geben allerdings noch keinen Anhalt für obige Annahme. Die äußerst unklaren und schwer zu ermittelnden ersten Entwicklungsstadien dieser Art wie auch die der S. Poulteri täuschen außerordentlich; aber eine wiederholte, auf Grund der an S. Galeottei gewonnenen Resultate ausgeführte Untersuchung wird Klarheit verschaffen.

Vergleichende Zusammenstellung der gewonnenen Ergebnisse.

Die Keimesentwicklungen schon weniger Arten der Gattung Selaginella lassen auffallende Verschiedenheiten erkennen, welche in einem so engen Verwandtschaftskreise bei anderen Gattungen der Pteridophyten nicht bekannt geworden sind. Diese bemerkenswerten Abweichungen der Keimlinge in den zu unterscheidenden Typen bestehen einmal darin, daß deren Organe aus verschiedenen Teilen der Eizelle hervorgehen, und weiter, daß auch diese Organe in verschiedentlicher Anordnung zueinander auftreten.

Die Anzahl der embryonalen Organe dürfte bei allen Arten die gleiche sein, wenn auch bei einigen Arten einzelne haustoriale Organe in rudimentärer Form vorkommen. Die Organe des Embryos lassen sich in Sproß- und Saug- oder Haustorialorgane unterscheiden. Zu ersteren sind zu rechnen: Das immer einem ganzen Quadranten entstammende erste Keimblatt, die Stammknospe und das zweite Keimblatt, welche beide stets gemeinschaftlich von einem Quadranten entstehen, und das bei den Selaginellen sehr hervortretende Hypokotyl.

Als Haustorialorgane sind zu nennen: Der Embryoträger, der Fuß und die drei, stets sekundär hinzukommenden Keimwurzelträger. Der Embryoträger tritt in rudimentärer Form bei S. Galeottei (und vielleicht auch bei allen anderen Artikulaten) auf und der Fuß bei S. spinulosa.

Die Zurückführung der Organe auf die Hauptteile der Eizelle ergibt nach den vorliegenden Untersuchungen die Unterscheidung folgender dreier Typen:

Typus I. Aus der epibasalen Eihälfte gehen hervor: beide Keimblätter mit Stammknospe, Hypokotyl, Fuß und Keimwurzelträger.
Aus der hypobasalen Eihälfte: Embryoträger.
Beispiel: S. Martensii.

Typus II. Aus der epibasalen Eihälfte gehen hervor: beide Keimblätter mit Stammknospe und Hypokotyl.
Aus der hypobasalen Eihälfte: Embryoträger, Fuß und Keimwurzelträger.
Beispiele: S. denticulata, S. rubricaulis.

Typus III. Aus der epibasalen Eihälfte gehen hervor: beide Keimblätter mit Stammknospe.
Aus der hypobasalen Eihälfte: Hypokotyl, Embryoträger, Fuß, Keimwurzelträger.
Beispiel: S. Galeottei (vielleicht auch die anderen Artikulaten).

Nur die Polorgane der Eizelle bleiben die gleichen. Es sind bei den Typen die beiden Keimblätter mit Stammknospe stets epibasal und der Embryoträger stets hypobasal. Die zwischen diesen Polorganen entstehenden anderen Organe erhalten sehr verschiedenen Ursprung. Demnach sind die zwischen den Polen der Eizelle liegenden Teile, veranlaßt durch eine innere Gestaltungskraft, in erzeugenden Ausgleich getreten.

Zu einem näheren Vergleiche denken wir uns Beispiele der Keimlinge dieser drei aufgestellten Typen so in ihre Medianebene gelegt, daß das erste, das Hauptkeimblatt, nach links gerichtet ist (Fig. 55, 56 und 57). In diesen Darstellungen wurde das durch die Basalwand (*b*) abgegrenzte Hypobasal schattiert; auch können durch die Einzeichnung der Transversalwand (*t*) die Keimlingsquadranten auseinandergehalten werden, von welchen 1 und 2 die epibasalen und 3 und 4 die hypobasalen darstellen mögen.

Aus dem ersten Quadranten entsteht in jedem Typus das erste Keimblatt, dieses nur allein im Typus III. Im Typus II kommen noch die entsprechende hypobasale Hälfte und im Typus I noch Fuß und Keimwurzelträger hinzu. Aus dem zweiten Quadranten gehen stets das zweite Keimblatt mit der Stammknospe hervor und zwar diese Organe allein bei Typus III, während bei den Typen II und I noch die entsprechenden Hypokotylteile hinzuzurechnen sind.

Der dritte und vierte Quadrant werden bei Typus I rudimentär und beschränken sich auf die Erzeugung des Embryoträgers. Im Typus II entwickeln sich aus dem dritten Quadranten Fuß und Keimwurzelträger, aus dem vierten nur der Embryoträger. Bei Typus II gehen aus dem

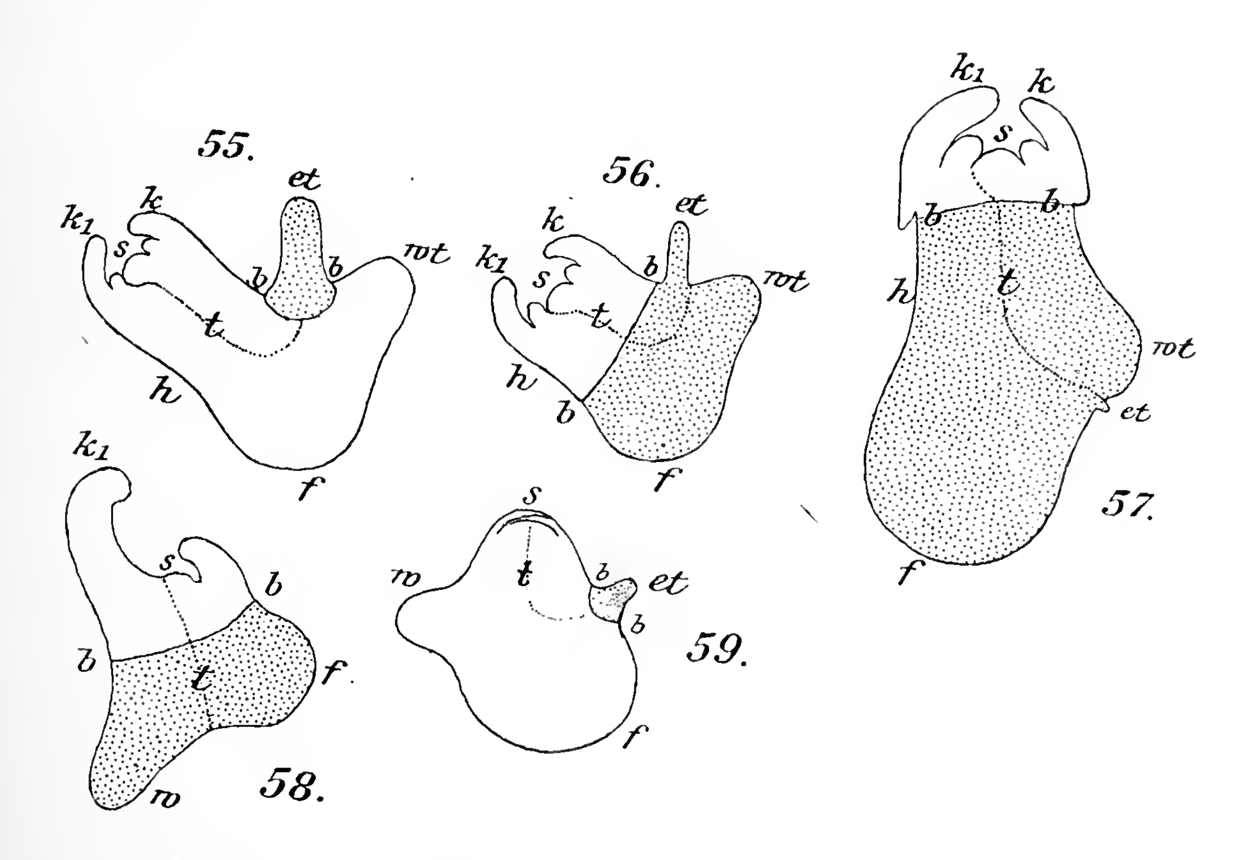


Fig. 55—59. Vergleichende Zusammenstellung einiger Arten von Embryonen im medianen Längsschnitt. Es bedeuten *s* Scheitel, k_1 erstes und *k* zweites Keimblatt, *h* Hypokotyl, *et* Embryoträger, *f* Fuß, *wt* Wurzelträger, *w* Wurzel, *b* die den Embryo in den epibasalen und hypobasalen Teil scheidende Basalwand, *t* die Quadrantenteilung vornehmende Tangentialwand. — Fig. 55. Embryo von S. Martensii, Fig. 56 von S. denticulata, Fig. 57 von S. Galeottei, Fig. 58 ein Farnembryo und Fig. 59 von L. clavatum.

dritten Quadranten Hypokotylteil, Fuß und Embryoträger, aus dem vierten Hypokotylteil und Keimwurzelträger hervor.

In bezug auf die Anordnung der Organe stimmen Typus I und II am meisten überein. Es nehmen hier an derselben Seite in der durch die Transversalwand geschaffenen Längshälfte des Keimlings so ziemlich dieselben Organe ihren Ursprung. Auch die äußere Form der Keimlinge wird die gleiche. Dagegen sind im Typus III an der transversalen Längshälfte der einen Seite wohl erstes Keimblatt und Fuß entstanden, doch

kommt noch der rudimentäre Embryoträger hinzu, während der hier fehlende Keimwurzelträger auf der anderen Hälfte hervortritt.

Was für innere Triebe diese unter übereinstimmenden Verhältnissen erzogenen Keimlinge derselben Gattung zu einer in verschiedener Weise veränderten Entwicklung geführt haben mögen. bleibt rätselhaft. Es läßt sich auch keiner dieser Embryotypen mit Sicherheit für den ursprünglichen ausgeben. Die wirtschaftlich natürlichste Ausnutzung der Teile der Eizelle liegt im Typus II insofern vor, als hier epibasal die Sproßorgane und hypobasal die Haustorialorgane entstehen. Vielleicht kommt diesem Typus die größte Verbreitung zu. Er erinnert zwar an den Embryotypus der Farne, allein die Vergleichung beider (Fig. 56 u. 58) ergibt eine verschiedene Anordnung der hypobasalen Saugorgane, und dann ist die Farnwurzel einem Eiteile entsprungen, während das entsprechende Organ bei den Selaginellen stets als ein sekundäres entsteht.

Auch bei den Embryonen der Lycopodien lassen sich keine naheliegenden verwandtschaftlichen Beziehungen ablesen. Der Embryo von Lycopodium (Fig. 59) entspricht mehr dem Typus I von Selaginella, weil beider hypobasale Eiteile sich auf die Hervorbringung des Embryoträgers beschränken (Fig. 55 u. 59). Bei Lycopodium aber bricht das gleichfalls sekundäre Wurzelorgan über den Hausterialorganen hervor.

Die vergleichende Embryologie der Pteridophyten legt uns viele Rätsel vor, welche die Selaginellen noch vermehren. Bower[1]), der sich mit diesen Fragen befaßte, hebt hervor, daß aus der Unbeständigkeit in den Beziehungen der Teilungen zu der Entstehung der Organe und deren Anordnung am Keimling die Embryologie keine brauchbare Kunde über die Phylogenie ergibt. Doch wollen wir hoffen, daß weitere Forschungen auch weitere Klarheit auf diesem Gebiete verbreiten werden.

Die Parthenogenese bei den Selaginellen.

Aus der verschiedenartigen Anordnung beider Sporangienarten an den Blüten der Selaginellen hat man Schlüsse auf die Keimungsverhältnisse der Sporen zu ziehen versucht. Es lehrte uns Goebel[2]) an solchen Blüten Einrichtungen kennen, welche eine Befruchtung der Prothallien der großen Sporenarten durch Spermatozoiden aus derselben Blüte erschwerten oder verhinderten. Goebel wies den Schleudermecha-

---

1) Bower, The embryologie of pteridophytes. Rep. Brit. Assoc. 87. Meetg. Leicester 1907, pag. 686—687, London 1908.

2) Goebel, Archegoniatenstudien IX, Sporangien, Sporenverbreitung und Blütenbildung bei Selaginella. Flora 1901, Bd. LXXXVIII.

nismus der Sporangien in dem anatomischen Bau ihrer Wände nach, und da derselbe bei den Makrosporangien für eine kräftigere Wirksamkeit entwickelt ist als bei den Mikrosporangien, so können die großen Sporen trotz ihrer größeren Schwere viel weiter geschleudert werden als die kleineren. Somit wird durch die ungleiche Ausschleuderung eine Trennung der beiden Sporenarten derselben Blüte herbeigeführt.

Als weitere Einrichtungen gegen eine „Selbstbefruchtung" bei den Selaginellen hebt Goebel auch die basale Stellung der Muttersporen an den Blüten hervor, die dadurch früher als die männlichen Sporen zur Reife und Ausschleuderung gelangen. Endlich ist noch die ungleiche Keimung der beiden Sporenarten von derselben Blüte anzuführen, welche z. B. schon Hofmeister[1]) für die Sporen von S. helvetica geltend machte und die auch als eine für die Kreuzung wichtige Einrichtung gilt.

In dem Aufsatze über die Sporenausstreuung bei den beiden europäischen Arten S. helvetica und S. spinulosa bringt Neger[2]) Studien, welche er an den Standorten dieser Pflanzen gemacht hat. Er gewinnt aus dem Blütenstande die folgenden weiteren Ergebnisse. Die Spitzen der Blüten dieser Arten tragen meistens Mikrosporen, die Mitten teils Mikro-, teils Makrosporen oder beide Arten gemischt, die Basen wieder häufig Mikrosporen. Die gipfelständigen Mikrosporen stäuben nach Negers Beobachtungen zuerst aus, darauf die Arten der Mitte, wenn die grundständigen Mikrosporen noch fest geschlossen sind. Hieraus schließt Neger: „Die genannten Selaginella-Arten sind zuerst protandrisch; da aber nach der Entleerung sämtlicher Makrosporangien immer noch unentleerte Mikrosparongien vorhanden sind, so könnte man die Blüten gleichzeitig als hysterandrisch bezeichnen."

Wenn aber in Wirklichkeit die beiden Sporenarten dieser einheimischen alpinen Arten ihre Beziehungen zu einander aufgegeben haben, also deren Makrosporen ein drittes Geschlecht darstellen und entweder steril sind oder nur parthogenetische Keimesentwicklung aufweisen, was gelten dann die Deutungen ihrer Blütenstände? Sehr wünschenswert wäre es, wenn praktische Keimungsversuche mit den Sporenarten angestellt würden. Namentlich erscheint es mir nicht unwichtig, die natürlichen Verhältnisse der Sporenkeimung unserer einheimischen Arten an ihren Standorten zu ergründen. Die Erfahrungen

1) Hofmeister, Vergleichende Untersuchungen der Keimung, Entstehung und Fruchtbildung höherer Kryptogamen, 1851, pag. 124.

2) Neger, Die Sporenausstreuung bei Selaginella helvetica und S. spinulosa. Flora 1911, N. F. Bd. III.

bei deren künstlicher Keimung sind wenig brauchbar, da Zimmerkulturen in bezug auf Substrat und Pflege nicht einwandfrei verlaufen.

1. Selaginella rubricaulis.

An dieser Stelle möchte ich die Aufmerksamkeit namentlich auf die Blüten der S. rubricaulis A. Br. lenken, welche Art auch unter dem Namen S. molliceps Spring in einigen Gewächshäusern gezogen wird. Diese durchweg dorsiventral gebaute Pflanze erzeugt viele und verhältnismäßig lange Ähren in umgekehrter Dorsiventralität der Sporophylle. Bei den größeren, gekielten und an der Oberseite stehenden Sporophyllen finden sich keine oder nur unvollständig entwickelte Sporangien vor. Nur die kleinen Sporophylle der Unterseite der Blüten weisen in ihren Achseln vollständige Sporangien auf. Diese inversdorsiventralen Blüten bringen nur an ihrer Unterseite zwei lange Reihen weiblicher Sporangien mit je vier kleinen hellgelben Makrosporen hervor. Man findet an den Enden der Zweige kräftiger Pflanzen dieser Art 1½, selbst 2 cm lange Blüten mit nur Makrosporangien. Zuweilen sind auch einige Sporangien darunter, die mit einer größeren Anzahl (bis 12 Stück) sehr kleiner, gelblicher, aber tauber Sporen angefüllt sind.

An solchen Blüten baut diese Pflanze fortgesetzt neue Makrosporangien auf, wenn auch der Blütengrund die weiblichen Sporen schon längst ausgestreut hat. Nach langer Entwicklungsdauer und der Erzeugung von etwa 50 Makrosporangien treten endlich auch verhältnismäßig wenige, mennigrote Mikrosporangien an der Spitze der Blüten auf.

Wie man bei Baker[1]) und Hieronymus[2]) findet, gehört unsere Art zu der großen Gruppe der Selaginella suberosa, von der alle Arten eine große Zahl inversdorsiventraler Blüten mit reichen Mengen von Makrosporangien hervorbringen. Die Anzahl ihrer Mikrosporangien ist gering und bei einer Anzahl Arten unbekannt. Wie soll man solche Blütenverhältnisse deuten?

Da bei diesen Arten die große Anzahl der weiblichen Sporen nicht nutzlos erzeugt werden dürfte, sie aber meist einen Anschluß an eine Befruchtung durch Spermatozoiden nicht erreichen können, so erschien eine parthenogenetische Keimbildung speziell bei den hier in Betracht kommenden großen Sporen der S. rubricaulis sehr leicht möglich zu sein.

---

1) Baker, Handbook of the Fern-Allies, pag. 114 u. 120.

2) Hieronymus, Selaginellaceae, pag. 696. — Engler u. Prantl, Die natürlichen Pflanzenfamilien, Abt. Pteridophyta.

Den Beweis dafür hatten Keimversuche mit solchen Sporen zu erbringen.

Wedel der S. rubricaulis, welche mir von den botanischen Gärten der Universitäten Heidelberg und Jena in dankenswerter Weise überlassen wurden, und die in ihren Blüten nur weibliche Sporangien aufwiesen, ließ ich zwischen Zeitungsblättern trocknen und die Sporen ausstreuen. Dann säte ich diese weiblichen Sporen auf feuchtem Fließpapier in Petrischalen aus. Nach etwa 12—15 Wochen zeigten sich die ersten Keimpflanzen, und in den weiteren Wochen und Monaten keimten diese Sporen so reich, daß jede Spore, ausgenommen nur die ganz kleinen und unvollständig ausgebildeten, eine einwandfreie Keimpflanze erzeugte. Solche Versuche wurden mit gleichen Resultaten wiederholt, und dadurch der Beweis erbracht, daß diese in so großer Anzahl erzeugten großen Sporen die Fähigkeit besitzen, Keimpflanzen auf ungeschlechtlichem Wege zu erzeugen. Da man diese in Frage stehende Selaginellenart schon über 40 Jahre in europäischen Gewächshäusern in Kultur hat, so ist es auffallend, daß solche wichtige Eigenschaft der S. rubricaulis nicht schon früher entdeckt wurde.

Die mikroskopische Untersuchung dieser Erscheinung der Embryobildung in den keimenden Sporen führt unser Interesse natürlich auf deren Prothallium, welches uns schon durch Fig. 5 bekannt wurde. Die Vergleichung einer Anzahl von Längsschnitten lehrt alsbald, daß hier nur die vornehmste und wichtigste Zelle des Prothalliums, die Eizelle, den Embryo entwickelt. Jede andere Prothalliumzelle ist davon ausgeschlossen.

Für eine nähere Würdigung dieses Vorganges beachten wir vor allem die weiblichen Geschlechtsorgane, die Archegonien, welche in unserem schon bekannten kleinen Prothallium in verhältnismäßig großer Form und nicht vereinzelt vorkommen (Fig. 5). Entwicklung und Aufbau derselben gleichen denen anderer Arten. Das fertige Archegonium besteht hier somit aus 11 Zellen, nämlich aus einem Halse von zwei Stockwerken, von je vier Zellen, unter welchen drei aus der Zentralzelle hervorgegangene Zellen liegen, die beiden oberen, flacheren, die Hals- und Bauchkanalzelle, und die untere, mit dichterem Inhalte und größerem Zellkerne ausgerüstete Eimutterzelle.

Bei einer Anzahl von Archegonien unseres Prothalliums tritt nach deren Aufbau auch die bekannte reifende Weiterentwicklung ein. Die oberen Halszellen wölben sich hervor (Fig. 63 *a*), und es drängt sich von unten her zwischen die Halszellen die Halskanalzelle hinein (Fig. 62 *a*). Darauf verschleimen Hals- und Bauchkanalzelle und treiben unter Wasser-

aufnahme nach außen. Zuletzt weichen die vier Zellen des Halsscheitels bei Wasseraufnahme auseinander, wobei sie sich zugleich vergrößern und durch eine Mehrausdehnung ihrer inneren Wandmembrane sich trichterförmig nach auswärts legen (Fig. 62 *a*).

So werden bei jedem Prothallium dieser Art durch vollständig ausgereifte und geöffnete Archegonien eine Anzahl Eizellen für eine Befruchtung durch Spermatozoiden scheinbar vorbereitet (Fig. 62 *a*). Aber alle Eizellen der geöffneten Archegonien gehen zugrunde, da eine Befruchtung nicht eintritt. Auch wird kein Ei derselben für eine parthenogenetische Keimbildung auserlesen. Wenn sich die oberen Halszellen eines in Entwicklung begriffenen Archegoniums kugelig über die Umgebungszellen hervorwölben, wie es die mit *a* bezeichneten Archegoniumbilder von Fig. 62 und 63 zeigen, so führt dessen Weiterentwicklung hier stets auf ein sich öffnendes und das Ei bloßlegendes Sexualorgan ohne Erfolge.

Nur Eizellen scheinbar unreifer und geschlossener Archegonien, deren obere Halszellen fast gar nicht über die Oberfläche des Prothalliums hervorgewölbt werden, gehen eine parthenogenetische Keimesentwicklung ein (in den Fig. 60—64 sind die parthenogenetischen Archegonien mit *ap* bezeichnet), und alle in den Längsschnitten solcher Prothallien gefundenen Keimlinge führen mit ihren Embryoträgern auf geschlossene Archegonium-Halszellen.

Nicht selten trifft man auch mehrere parthenogenetisch entstandene Keimentwicklungen in demselben Prothallium an; aber diese kleinen Prothallien bringen nur einen Embryo zur Durchbruchsreife. Nie sah ich zwei Keimpflanzen aus einer Spore hervorwachsen.

Eine Vergleichung der verschiedenen Entwicklungsstadien dieser Embryobildung lehrt uns folgenden Entwicklungsgang erkennen.

Die Archegonien, welche solche Keimanlagen hervorbringen, schreiten in ihrer Entwicklung in jedem Falle bis zur vollständigen Anlage der vier übereinander gelagerten Zellschichten mit zusammen 11 einzelnen Zellen vor (Fig. 60 *ap*) wie auch die anderen, und wie schon hervorgehoben, unterbleibt eine die Archegonien frühzeitig kennzeichnende, sehr bemerkbare Hervorwölbung der vier Halszellen des Gipfels. Ferner weichen auch die Zellen der zweiten Halsschicht nicht auseinander, und die Halskanalzelle drängt sich nicht zwischen denselben vor. Auch kommt es zu keiner Verschleimung beider Kanalzellen.

Somit tritt bei den für eine parthenogenetische Keimesentwicklung bestimmten Archegonien eine E n t w i c k l u n g s h e m m u n g ihrer 10 physiologischen Hilfszellen ein. Dafür macht sich aber frühzeitig eine bevorzugte

Ausbildung der Eimutterzelle selbst bemerkbar, die größer und inhaltsreicher wie bei sich öffnenden Archegonien hervortritt (Fig. 60 u. 61 *ap*), und in der sich auch bald das Ei durch eine feine Membran in kugeliger Form von seiner Mutterzelle absondert. Dieses unbefruchtete Ei hinter dem fest verschlossenen Halskanale seines Archegoniums hätte selbst bei der Gegenwart von Spermatozoiden keine Befruchtung erlangt. Es teilt sich also ohne solche zuerst quer zur Archegoniumachse, treibt dann die dem Archegoniumhalse zugewandte Hälfte papillenartig zum Embryoträger aus (Fig. 61), worauf der junge Embryo die Zerlegung in Quadranten erleidet, welche Teilung auch gleich am Anfang der Ent-

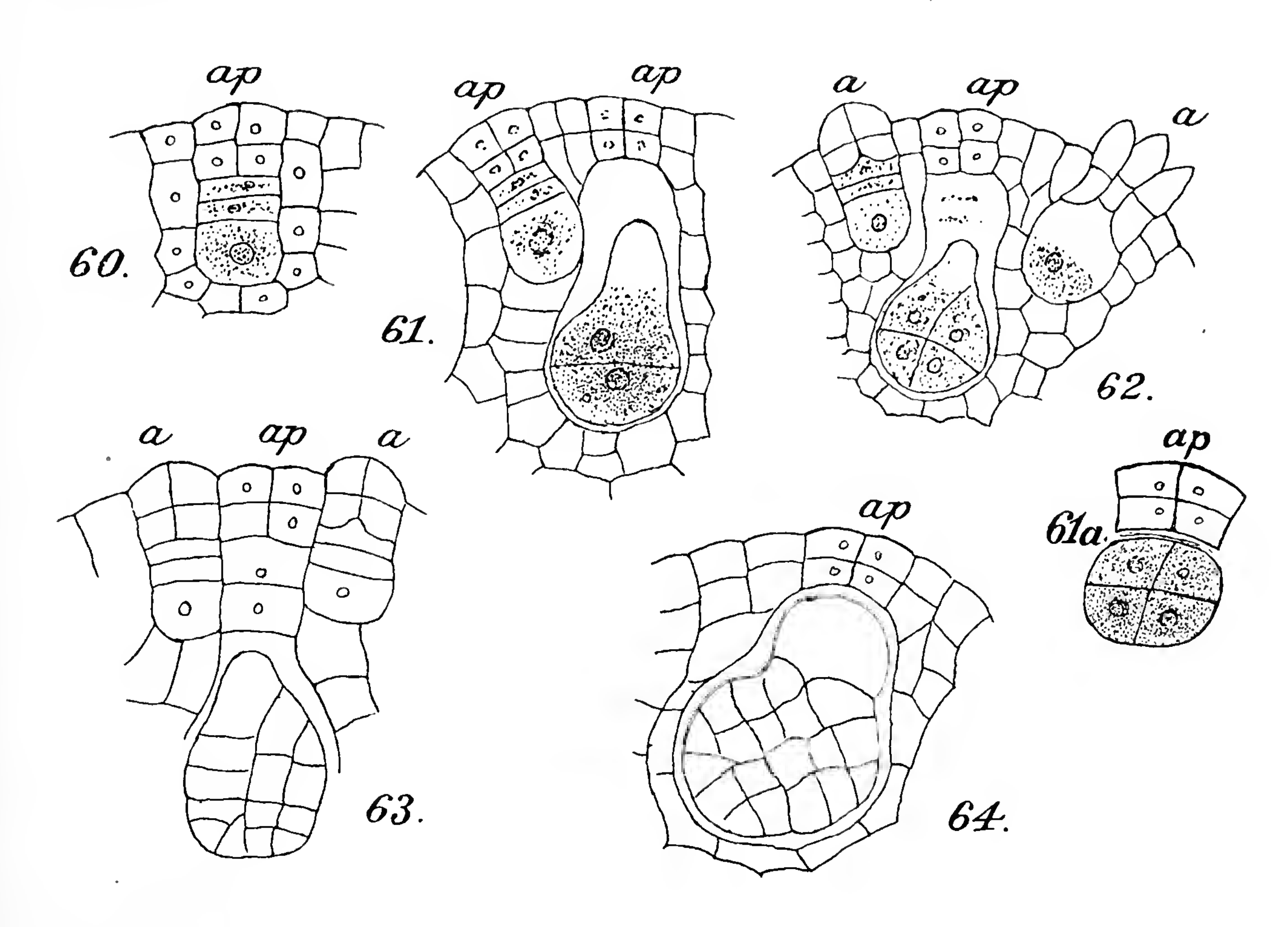


Fig. 60—64. S. rubricaulis. Durchschnitte durch parthenogenetisch entstehende Keimanlagen von verschiedener Entwicklungsstufe. *a* Archegonien mit ungehemmter Entwicklung, *ap* Archegonien mit geschlossenem, in der Entwicklung gehemmtem Halse und parthenogenetisch entstehenden Keimanlagen. Vergr. 310.

wicklung bemerkt wurde (Fig. 61 *a*). Die Keimesgeschichte wurde oben schon dargestellt.

Die beiden Kanalzellen der Archegonien mit ungeschlechtlicher Keimbildung verschwinden nach der Differenzierung der Eizelle und deren ersten Teilungen sehr bald. Sie werden von den auflösenden Enzymen, welche der Embryo, besonders dessen Embryoträger schon frühzeitig ausscheidet, zerstört und verdaut (Fig. 62), und nur die auch bei der ferneren Entwicklung des Keimlings fest verschlossen gebliebenen Halszellen geben immer sichere Kunde über die Entstehungsart des unter

ihnen wachsenden Embryos (Fig. 61—64). Nur bei einem, durch Fig. 63 abgebildeten Falle fanden sich selbst noch bei der fortgeschritteneren Keimesentwicklung die beiden Halszellen des in Frage kommenden Archegoniums erhalten.

Nachdem ich die ungeschlechtliche Keimbildung bei den von mir ausgesäten Sporen der S. rubricaulis (resp. S. molliceps) erkannt hatte, stellte ich auch fest, daß die keimenden Sporen dieser Art, die ich auf dem Erdreich von Topfkulturen solcher Pflanzen in dem Heidelberger botanischen Garten angetroffen, und an welchen ich zuerst die Keimesentwicklung untersuchte, auch nur parthenogenetische Keime erzeugten. Das Substrat dieser Sporen enthielt zwar auch die durch ihre rote Farbe nicht leicht zu übersehenden Mikrosporangien und Mikrosporen derselben Art, allein die für eine Befruchtung geöffneten Archegonien auch dieser Gamophyten entbehrten der Keimlinge, und alle vorgefundenen Embryonen führten mit ihren Trägern auf geschlossene Halszellen (Fig. 5).

Eine normale Befruchtung, so scheint es, wird bei der S. rubricaulis selbst dann nicht möglich, wenn auch alle Faktoren für eine solche zusammen treffen. Schwärmende Spermatozoiden der gekeimten Mikrosporen bei geöffneten Archegonien des Gamophyten bringen dennoch das Resultat einer ungeschlechtlichen Embryobildung aus unbefruchteter Eizelle.

Erwähnen will ich noch, daß ich eine reiche Anzahl von keimenden großen Sporen der S. rubricaulis zu anderen Arten dieser Gattung ins Keimbett legte, in welchem schwärmende Spermatozoiden vorhanden waren. Aber auch so wurden nur die aus diesen Sporen schon bekannten, ungeschlechtlichen Keimpflanzen gewonnen. Kreuzungen konnte ich nicht erzielen. Ob die geöffneten Archegonien der S. rubricaulis noch chemotaktische Reize ausüben können, und ob deren Spermatozoiden noch reizbar sind, sind Fragen, die ebenso der Beantwortung harren, wie auch die Frage nach der Ursache solcher Keimbildung.

Kommen wir nach solchen Erfahrungen wieder auf die Blüten der S. rubricaulis zurück und suchen bei ihnen nach äußeren Zeichen für ihre parthenogenetische Keimbildung, so wird diese lediglich durch die reiche Anzahl von erzeugten großen Sporen zum Ausdruck gebracht. Und somit kommen nunmehr alle Selaginella-Arten, deren Blüten viele Makrosporen hervorbringen, in den Verdacht einer parthenogenetischen Keimesbildung.

Ich habe nicht festgestellt, ob die Zellkerne der Prothallien und Eizellen von S. rubricaulis haploid oder diploid sind und will auch nicht

behaupten, daß wir es bei dieser Pflanze mit einer echten Parthenogenese zu tun haben. Es dürfte vielmehr dieser Fall, sowie die noch anzuführenden anderen, ja alle Fälle einer ungeschlechtlichen Keimbildung bei den Selaginellen ganz mit der von Strasburger[1]) sehr eingehend behandelten Apogamie bei Marsilia Drumondii übereinstimmen, wo auch die ungeschlechtliche Keimbildung von der Eizelle hinter geschlossenem Archegonium vorgenommen wird. Bei Marsilia Drumondii vollzieht sich schon die Entwicklung in den Sporenmutterzellen der Sporokarpien teils diploid, teils gemischt, und aus den Makrosporen werden nur diploide Prothallien gebildet, während bei den anderen Arten der Gattung Marsilia die Sporenentwicklung stets in haploider Weise auftritt.

Sicher wird auch bei der S. rubricaulis der Unterschied in der Zahl der Chromosome zwischen Gamophyt und Sporophyt aufgehoben sein, also schon die Sporenentwicklung in diploider Weise vor sich gehen. Wenn unter solcher Voraussetzung dann bei den Prothallien eine Anzahl Archegonien in ungehemmter Entwicklung sich, wie bei einer notwendigen Befruchtung für ihre Eizelle öffnen, so wird, auch wenn Spermatozoiden vorhanden sind, keine Kopulation eintreten können, da ein diploides Ei dazu keine Neigung hat. Während nun das diploide Ei geöffneter Archegonien wahrscheinlich dadurch, daß es äußeren Einflüssen ausgesetzt, einer Degeneration verfällt, schreitet ein solches hinter dem Schutzwall eines in der Entwicklung gehemmten, geschlossenen Archegoniumhalses zu einer ungeschlechtlichen Keimanlage.

Strasburger legt Wert darauf, die Bildung von Sporophyten aus unbefruchteten, diploiden Eizellen solchen aus gewöhnlichen, diploiden Prothalliumzellen gleichzustellen und als apogamische aufzufassen. Allein, er gibt auch zu, daß man sich auf den Standpunkt stellen könne, den Vorgang, bei welchem die morphologisch und physiologisch besonders hervortretende Eizelle solche Entwicklung eingeht, als Parthenogenesis zu bezeichnen[2]), was als das richtigere erscheint, da die Eizelle keiner anderen Zelle des Prothalliums gleichwertig gerechnet werden kann. Man folgt am besten in diesen Bezeichnungen dem Beispiele Winklers[3]), der zwei Unterarten der Parthenogenese unterscheidet,

---

1) Strasburger, Apogamie bei Marsilia. Flora 1907, Bd. XCVII, 6 Taf.

2) a. a. O. pag. 170.

3) Winkler, Über Parthenogenesis und Apogamie im Pflanzenreiche. Progr. rei bot. 1908, Tome II, pag. 293—454.

eine somatische und eine generative, je nachdem die Kerne der Eizellen die volle oder die halbe, reduzierte Chromosomenzahl führen, also diploid oder haploid sind. Es dürfte wohl für die Keimbildung der angeführten Selaginella die für Marsilia Drummondii gültige, die somatische Parthenogenese anzunehmen sein.

Bis dahin war bei den Gefäßkryptogamen somatische Parthenogenese nur von M. Drummondii bekannt geworden, bei welcher Pflanze das aktive Prothallium aus einer Spore entsteht. Mit diesem Beispiele dürften alle bei den Selaginellen vorkommenden Fälle übereinstimmen.

Zwei Fälle von somatischer Parthenogenese, die sich bei den eigentlichen Farnen finden und durch Farmer und Digby untersucht wurden, sind hier noch anzuführen[1]). Sie betreffen Athyrium felix-femina var. clarissima Bolton und Scolopendrium vulgare var. crispum Drummondae. Aber diese Fälle unterscheiden sich insofern von den anderen, als deren Prothallien nicht aus Sporen, sondern aposporisch aus Farnblättern entstehen. An diesen Prothallien werden auch beide Arten der Sexualorgane in reicher Anzahl erzeugt; und obgleich sich die Archegonien öffnen und durch ihren Inhalt die lebhaft schwärmenden Spermatozoiden bis in ihren Bauch hinein anziehen, soll doch die Entstehung des Embryos in solchen geöffneten Archegonien apogam, aus unbefruchteter Eizelle hervorgehen.

Nach der für die Selaginellen an S. rubricaulis gewonnenen Offenbarung scheint hier die Entstehung des Embryos hinter einem geschlossenen Archegoniumhalse als wichtiges und untrügliches Merkmal für eine parthenogenetische Keimbildung zu gelten, und solche wird bei einer Anzahl Arten nachgewiesen werden können.

2. Selaginella spinulosa.

Schon 1897 sah ich solche Entwicklung des Embryos hinter geschlossenem Archegoniumhalse bei S. spinulosa, ohne dieselbe aber richtig zu deuten. Da ich an den Prothallien dieser Art geöffnete Archegonien vorfand und weiter den Embryo nur im geschlossenen Archegonium

1) Farmer and Digby, Studies in apospory and apogamy in ferns. Ann. of Bot. 1907, Vol. XXI, pag. 161—199.

entstehen sah, so vermutete ich, daß sich nach dem Befruchtungsvorgange die Halszellen wieder schlössen[1]).

Eine Nachuntersuchung an aufbewahrtem Spiritusmaterial von gekeimten Sporen dieser Art ließ Bilder gewinnen, welche mit Gewißheit für eine mit S. rubricaulis übereinstimmende parthenogenetische Keimesentwicklung sprechen. Blieb doch nur noch festzustellen, ob die geschlossenen Halszellen eines sich zur Keimesentwicklung anschickenden Prothalliums vorher geöffnet waren.

Das Archegonium des Prothalliums von S. spinulosa hat drei Stockwerke von Halszellen, also eins mehr wie andere bekannte Arten (Fig. 65). Die Gipfelschicht des geschlossenen Halses solcher Archegonien, welche Embryonen besitzen, wölbt sich mehr über die Oberfläche des Prothalliums hervor als bei S. rubricaulis. Fig. 65 zeigt ein vollständiges Archegonium, in welchem das Ei bereits durch eine Membran von seiner Mutterzelle isoliert wurde und seine Entwicklung begann. Die beiden Kanalzellen, sowie die Halszellschichten in ihrem ursprünglichen, festen Gefüge lassen nicht einmal den Versuch einer Halsöffnung erkennen. In Fig. 66 hat das vergrößerte Ei seine erste Teilung vollzogen. Unter dem festverschlossenen Archegoniumhalse aber fehlen die beiden Kanalzellen, welche aufgelöst und absorbiert wurden, und der in seiner Entwicklung gehemmte Hals des Archegoniums zeigt sein ursprüngliches Zellgefüge, durch welches ein Vordringen der Spermatozoiden nie möglich ward. Bei älteren Embryonen findet man aber nicht selten das feste Gefüge der Halszellen von innen her gestört. Der sich ausdehnende Embryoträger drängt sich vielfach zwischen die unteren Halszellen des Archegoniums, die oberen aber bleiben in ihrem Verschlusse ungestört

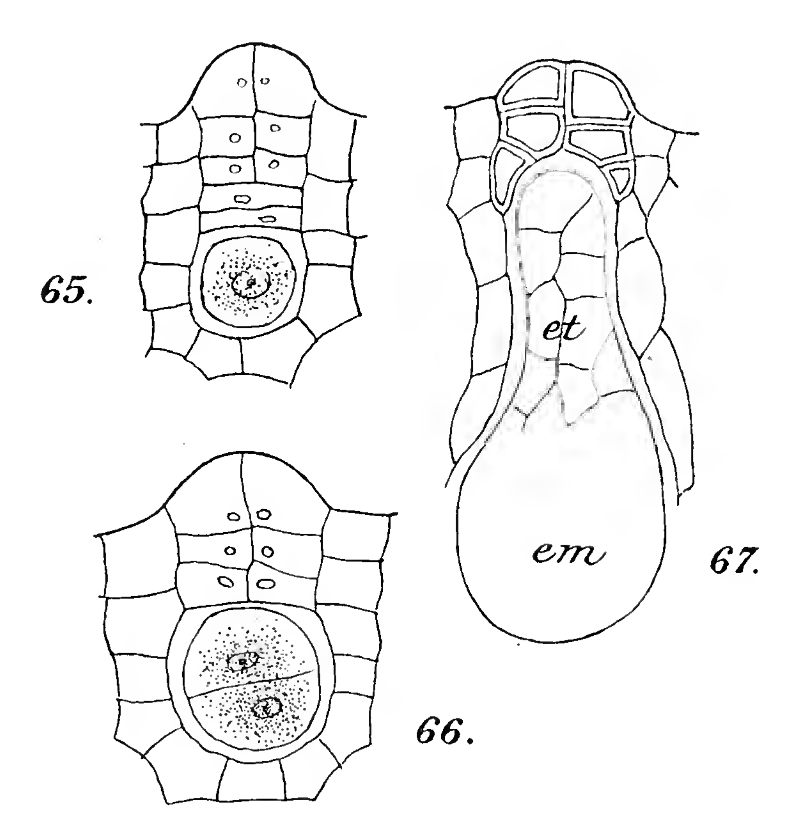


Fig. 65—67. S. spinulosa. Durchschnitte durch parthenogenetisch entstehende Keimanlagen in verschiedenem Entwicklungsgrade. Vergr. 310.

1) Bruchmann, Untersuchungen über Selaginella spinulosa A. Br. Gotha 1897, pag. 48.

(Fig. 67 *et*). Die unvollendet entwickelten, engverschlossenen Halszellen der Archegonien sind auch bei S. spinulosa nicht etwa Beispiele eines sekundären Halsverschlusses, wie ich seinerzeit annahm, sondern Zeugen für die parthenogenetische Keimesentwicklung.

Es dürfte für alle Pteridophyten die Tatsache gelten, daß der einmal für eine Befruchtung geöffnete Hals der Archegonien sich nicht wieder schließen kann. Er vermag nachträglich wohl enger zu werden, allein die bei der Halsöffnung ausgedehnten und trichterförmig nach auswärts gekrümmten vier Gipfelzellen können undenkbar die vor ihrer Öffnung besessene Form und Lage wieder einnehmen. Die große Anzahl der in den Blüten der S. spinulosa erzeugten Makrosporen trifft auch bei dieser Art mit ihrer jungfräulichen Keimeserzeugung zusammen.

So wäre bei einer unserer drei europäischen Selaginella-Arten eine parthenogenetische Keimesentwicklung erkannt, und zwar bei der alpinen S. spinulosa. Ob die andere derartige Form S. helvetica auch solche aufzuweisen hat, bleibt noch zu entscheiden. Ihre Blüten erzeugen eine reiche Anzahl Makrosporangien, so daß die Vermutung einer mit S. spinulosa gleichsinnigen Keimesentwicklung nahe gelegt, vielleicht auch durch den ähnlichen Standort wahrscheinlich gemacht wird.

An den Blüten von S. rupestris fiel Hieronymus[1]) das konstante Fehlen der Mikrosporangien bei der Entwicklung einer großen Anzahl von Makrosporangien mit je 1—2 Makrosporen von ungewöhnlicher Größe auf. Nach diesem Befunde erschien es ihm wahrscheinlich, daß diese Makrosporen auch ohne Mikrosporen in zweckmäßiger Weise der Vermehrung dieser Art dienstbar seien und entweder parthenogenetische oder apogame Keimesentwicklung eingingen. Goebel[2]) prüfte diese Annahme durch Aussaatversuche mit 1870 in Cambridge gesammelten und 1909 ausgesäten Makrosporen. Er erzielte nur zwei Keimpflanzen, bei welchen es sich, wie angenommen wird, um Keime schon vorher befruchteter Eizellen handeln könne. Nämlich nach der Darstellung von Miß Lyon[3]) über höchst merk-

---

1) Hieronymus, Engler-Prantl, Die natürlichen Pflanzenfamilien. Pteridophyten, pag. 660.

2) Goebel, Über sexuellen Dimorphismus bei Pflanzen. Biol. Zentralbl. 1910, Bd. XXX, pag. 675 ff.

3) F. A. Lyon, A study on the Sporangia Gametophytes of Selaginella, apus and Selaginella rupestris. Bot. gazette 1901, Vol. XXXII.

würdige Erscheinungen bei S. rupestris sollen die Makrosporen schon in ihren Sporangien Befruchtung finden können und Keimpflanzen erzeugen, so daß die Ähnlichkeit solcher Sporangien mit den Samen höherer Pflanzen nahe liege. Viel einfacher noch könnten aber die zumeist in den Makrosporangien verbleibenden Sporen durch parthenogenetische Keimesentwicklung zu ihrer Keimpflanze kommen. Die in den Blüten von S. rupestris in so reicher Anzahl erzeugten Makrosporen dürften auch hier, wie bei S. rubricaulis, der Ausdruck für eine parthenogenetische Entstehung des Embryos sein.

Hauptsächliche Ergebnisse.

Alle bis dahin von mir untersuchten weiblichen Prothallien der Selaginellen zeigen in den drei Winkeln ihrer Sporenrisse Rhizoidkörper, welche bei S. denticulata wenig, bei S. rubricaulis stark und bei S. Galeottei in überraschender Größe hervortreten.

Im inneren Bau dieser drei Prothalliumarten fehlt das Diaphragma, dafür zeigt sich bei S. Galeottei eine Anordnung der Zellen in Form von kugelschalförmigen Gewölbeschichtungen, welche vom Prothalliumgipfel ausgehen und die ganze Spore ausfüllen.

Die Embryonen werden bei S. rubricaulis (wie bei S. spinulosa) hinter geschlossenem, bei S. denticulata und S. Galeottei hinter geöffnetem Archegoniumhalse entwickelt.

Die Embryonen von S. denticulata und S. rubricaulis erzeugen die Sproßorgane epibasal und die Haustorialorgane hypobasal, nützen also die hypobasale Eihälfte besser aus, als wie es von S. Martensii bekannt wurde.

Die Form der Keimlinge, sowie die Anordnung ihrer Organe aber stimmt mit S. Martensii überein.

Die Embryoträger der Keimlinge von S. Galeottei haben eine rudimentäre Form. Die Abwärtsführung der Embryonen im Prothallium, die enzymöse Gewebeauflösung in demselben und die erste Ernährung des Keimlings führt an Stelle des Embryoträgers ein Embryoschlauch aus, der aus der Membran der Eimutterzelle hervorwächst.

Die Entwicklung des Embryos von S. Galeottei, wie auch seiner Organe ist von den vorher genannten abweichend. Epibasal ent-

springen nur die Sproßorgane; das Hypokotyl dagegen, wie auch die Haustorialorgane sind aus dem hypobasalen Teile der Eizelle abzuleiten.

Der erste Keimwurzelträger, der bei den anderen Formen zwischen den Haustorialorganen hervortritt, entspringt hier oberhalb derselben.

Beispiele einer somatisch parthenogenetischen Keimesentwicklung, welche bei den Selaginellen ziemlich verbreitet sein dürfte, stellen S. rubricaulis und S. spinulosa dar. Der Embryo entsteht bei ihnen aus einer Eizelle und findet hinter geschlossenem Archegoniumhalse Ausbildung.

Gotha, im November 1911.

Über die anatomischen Jugendformen der Blätter einheimischer Holzpflanzen.

Von **Richard Schramm.**

(Mit Tafel VI—VIII).

Einleitung.

Die durch äußere Wachstumsbedingungen veranlaßten Unterschiede im morphologischen und anatomischen Aufbau der Licht- und Schattenformen der erwachsenen Blätter vieler Pflanzen sind Gegenstand einer größeren Anzahl eingehender Untersuchungen gewesen[1]). Man hat bei diesen Untersuchungen sein Augenmerk gerichtet auf wohl alle Teile der Blätter: die Größe und Dicke des ganzen Blattes, die Dicke der beiderseitigen Epidermisschichten, die Gestalt und Größe der Epidermiszellen, die Anzahl der Spaltöffnungen, die Verteilung

1) Nachfolgend sind die wichtigsten Arbeiten angeführt:
Areschoug, Engl. bot Jahrb. 1882, Bd. II.
— Acta univ. Lund 1897, T. XXXIII.
— Flora 1906.
Burgerstein, Die Transpiration d. Pflanzen. Jena 1904.
Dufour, Ann d. sc. nat. série VII, 1887, T. V.
Eberdt, Ber. d. D. bot. Ges. 1888, Bd. VI.
Grosglik, Bot. Centralbl. 1884, Bd. XX.
Haberlandt, Ber. d. D. bot. Ges. 1886, Bd. IV.
— Physiologische Pflanzenanatomie, 4. Aufl. Leipzig 1909.
Kohl, Transpiration der Pflanzen 1886.
Kny, Text zu d. bot. Wandtafeln, pag. 502 ff. Berlin 1909.
Lamarlière, Rév. gén. d. bot. 1892.
Mer, Bull. d. l. soc. bot. d. Fr. 1883 u. 1886.
Nordhausen, Jahrb. f. wiss. Bot. 1902, Bd. XXXVII.
— Ber. d. D. bot. Ges. 1903, Bd. XXI.
Pick, Bot. Centralbl. 1882, Bd. XI.
Rywosch, Ber. d. D. bot. Ges. 1907, Bd. XXV.
Schuster, Ber. d. D. bot. Ges. 1907, Bd. XXV.
Stahl, Bot. Zeit. 1880.
— Jen. Zeitschr. f. Naturw. 1883, Bd. XVI.
Tschirch, Linnaea 1881, Bd. XLIII.
Volkens, Jahrb. d. K. bot. Gartens zu Berlin 1884, Bd. III.
Wiesner, Sitz.-Ber. d. Ak. d. Wiss., Bd. LXXIV, Abt. I. Wien 1871.

und Gestalt der Palisaden- und Schwammparenchymzellen, die Größe der Interzellularen und die Ausdehnung der Nervatur; alle diese einzelnen Elemente erweisen sich für Licht- und Schattenblätter derselben Pflanze oft in erheblichem Maße verschieden. Sind diese morphologischen und anatomischen Erscheinungen auch von den meisten Autoren in übereinstimmender Weise beschrieben worden, so sind doch ihre Anschauungen über Ursachen und Bedeutung derselben recht verschieden; so mögen hier als Beispiel die verschiedenen Anschauungen über die Ausbildung des Mesophylls und die Formgestaltung seiner Zellen angeführt werden.

Nach Stahl[1]) ist für das Verhältnis von Palisaden- und Schwammparenchym und für die charakteristische Gestalt der Palisadenzellen von allein maßgebendem Einfluß die Intensität des auffallenden Lichtes. Dementsprechend sieht er in den Palisadenzellen die für starke Lichtintensitäten, in den flachen Schwammzellen die für geringe Intensitäten angemessenere Zellform. Auch Form und Orientierung der Palisadenzellen führt er allein auf die Intensität und Richtung des einfallenden Lichtes zurück.

Areschoug[2]) hingegen macht die Verteilung von Palisaden- und Schwammparenchym im wesentlichen abhängig von den Transpirationsverhältnissen. Er betrachtet das Schwammparenchym als das eigentlich transpiratorische Gewebe, welches besonders starke Ausbildung zeige bei Pflanzen feuchter Klimate; machen aber lokale oder klimatische Verhältnisse eine lebhafte Transpiration nachteilig, so werden diese moderiert durch das Auftreten eines Palisadenparenchyms. Als Ursachen der Unterschiede zwischen Licht- und Schattenblättern kommt also nach Areschoug nur die Größe der Transpiration in Frage. Die anatomischen Änderungen hätten also nur den Zweck, die Größe der Transpiration zweckmäßig zu vermehren oder zu verringern, insbesondere bezwecke eine stärkere Ausbildung des Palisadenparenchyms eine Herabsetzung der stomatären Transpiration[3]).

---

1) E. Stahl, Über den Einfluß des sonnigen und schattigen Standorts auf die Ausbildung der Laubblätter. Jen. Zeitschr. f. Naturw. 1883, Bd. XVI, pag. 10.

2) F. W. Areschoug, Jämförande Unders. öfver Bladets Anat. Kgl. Fysiografiska Sällskapets Minnesskrift, Lund 1878, pag. 215.

Ders., Der Einfluß des Klimas auf die Organisation der Pflanzen, insbesondere auf die anatomische Struktur der Blattorgane. Englers bot. Jahrb. 1882, Bd. II.

3) Areschoug vertritt auch neuerdings diese Anschauung (Über die Bedeutung des Palisadenparenchyms für die Transpiration der Blätter, Flora 1906, Bd. XCVI, pag. 336) trotz der gegenteiligen Versuche Hesselmanns (Zur Kenntnis des Pflanzenlebens schwedischer Laubwiesen, Beiheft zum Bot. Centralbl, Jahrg. 1904).

Haberlandt ist zwar mit Stahl der Anschauung, daß die topographische Anordnung des Assimilationssystems, speziell des Palisadengewebes, in weitgehendster Weise von der Beleuchtungsintensität abhängig ist[1]). Dagegen vertritt Haberlandt, im Gegensatz zu Stahl, die Ansicht, daß Form und Orientierung der Palisadenzellen nicht in erster Linie von der Lichtintensität abhängig sind, sondern sieht diese gegeben[2]) einerseits durch das Prinzip, den assimilierenden Zellen durch Vergrößerung ihrer Oberfläche eine erhöhte Wirksamkeit zu geben, andererseits durch das Bestreben, die Assimilationsprodukte auf möglichst kurzem Wege abzuleiten. Nach Haberlandt[3]) darf auch aus der von Stahl festgestellten Förderung der Ausbildung des Palisadenparenchyms durch höhere Lichtintensitäten nicht geschlossen werden, daß die Palisadenzellen jene Zellform des Assimilationsparenchyms repräsentieren, welche starken Lichtintensitäten speziell angepaßt ist.

Die Frage nach der physiologisch-anatomischen Bewertung der Unterschiede in der Anatomie der Licht- und Schattenblätter kompliziert sich nun noch dadurch, daß nicht nur die äußeren Vegetationsbedingungen für das Auftreten von Licht- und Schattenblättern verantwortlich zu machen sind; denn wie Nordhausen[4]) zeigte, sind „nicht allein die momentanen äußeren Bedingungen, unter welchen die Blattentwicklung vor sich geht, für die Ausbildung von Licht- und Schattenblattmerkmalen maßgebend, sondern auch noch andere Momente, gewissermaßen Nachwirkungserscheinungen früherer Vegetationsperioden, hierbei beteiligt“. Wurde nämlich ein „Lichtsproß“ der Blutbuche im Schatten und ein „Schattensproß“ derselben Pflanze bei heller Beleuchtung gezogen, so entwickelte nichtsdestoweniger der „Lichtsproß“ Lichtblätter und der „Schattensproß“ Schattenblätter. Nach Nordhausen[5]) „ergibt es sich unzweideutig, daß bei baum- und strauchartigen Gewächsen die sog. Licht- und Schattenblattmerkmale auch

---

1) G. Haberlandt, Über das Assimilationssystem. Ber. d. Deutsch. bot. Ges. 1886, Bd. IV, pag. 226.

Ders., Physiologische Pflanzenanatomie, 4. Aufl., pag. 267. Leipzig 1909.

2) G. Haberlandt, Vergleichende Anatomie des assimilatorischen Gewebesystems der Pflanzen. Jahrb. f. wiss. Bot. 1882, Bd. XIII, pag. 179.

3) Physiologische Pflanzenanatomie, 4. Aufl., pag. 269.

4) Nordhausen, Untersuchungen über Asymmetrie von Laubblättern höherer Pflanzen nebst Bemerkungen zur Anisophyllie. Jahrb. f. wiss. Bot. 1902, Bd. XXXVII, pag. 22.

Ders., Über Sonnen- und Schattenblätter. Ber. d. D. Bot. Ges. 1903, Bd. XXI, pag. 30 ff.

5) Ber. d. Bot. Ges. 1903, Bd. XXI, pag. 40.

ohne einen direkten Einfluß des Lichtes schon in frühen Entwicklungsstadien, sei es noch in der geschlossenen Knospe oder bald nach Aufbrechen derselben, zur Ausbildung gelangen können, d. h. also, daß den Blattanlagen bereits innerhalb der Knospe eine bestimmte Gestalt bzw. Struktur induziert ist.“

Um aber die für das Verständnis der Licht- und Schattenblätter erwachsener Pflanzen so wichtige Frage zu lösen, inwieweit wirklich der direkte Einfluß der Lichtverhältnisse auf die Entwicklung des Blattes von Bedeutung ist, wäre es notwendig, sich an solche Blätter zu wenden, bei denen Nachwirkungserscheinungen früherer Vegetationsperioden jedenfalls ausgeschlossen sind. Solche Blätter sind die Blätter der Keimpflanzen. In seiner Abhandlung über „Sonnen- und Schattenblätter“ erwähnt Nordhausen[1]) in einer Anmerkung, daß „Keimpflanzen wegen der meist abweichenden Form der Primärblätter“ für seine Versuche nicht geeignet gewesen seien. Irgendwelche weiteren genaueren Angaben über das Auftreten von Licht- und Schattenblättern bei Keimpflanzen scheinen in der Literatur zu fehlen.

Aber noch aus einem anderen Grunde dürfte eine Untersuchung der Primärblätter von Sämlingen wertvolle Aufschlüsse liefern. Die Sämlinge der Waldbäme wachsen in der Natur, wenigstens bei den dichte Bestände bildenden Bäumen, fast stets im tiefen Waldesschatten. Sie werden in diesem Falle dem Leben im abgeschwächten Licht angepaßte Blätter zur Entwicklung bringen. Es muß nun sehr interessant sein, auch Blätter von solchen Sämlingen zu untersuchen, die, wie es jetzt meist geschieht, im Saatbeet unter voller Besonnung zur Aufzucht gelangen. — Dann ist aber von vornherein gar nicht zu sagen, ob überhaupt diese jugendlichen Pflanzen die Fähigkeit zur Ausbildung normaler Sonnenblätter besitzen oder stets erst zur Entwicklung schattenblattähnlicher Blätter schreiten. Bestätigt die nachfolgende Untersuchung diese Vermutung, so würde sich die entwicklungsgeschichtliche Stellung der Schattenblätter erwachsener Pflanzen genauer als bisher präzisieren lassen.

Bekanntlich entwickeln viele Pflanzen zuerst Blätter, die von denen der erwachsenen Pflanze morphologisch sehr verschieden sind. Von den einheimischen Pflanzen bietet Campanula rotundifolia ein geläufiges Beispiel für eine derartige Heterophyllie. Diese Pflanze entwickelt zuerst stets in einer kurzen Stengelrosette langstielige Rundblätter, die „Jugendformen“, und später kurzgestielte oder sitzende

1) l. c. pag. 31.

Langblätter, die „Blüteformen“. Durch die Versuche Goebels[1]) und Familler s[2]) ist nun aber festgestellt, daß größere Veränderungen und besonders Verschlechterungen der Vegetationsbedingungen zu beliebiger Zeit ein erneutes Auftreten der Rundblätter, d. h. der Jugendformen, hervorrufen können. So dürfte auch für die Schattenblätter die Lösung der Frage von Interesse sein, ob und inwieweit sie den anatomischen Jugendformen ihrer Spezies an die Seite zu stellen sind.

Die Hauptaufgabe der nachstehenden Abhandlung soll demnach darin bestehen, die anatomische Struktur der Primärblätter von Sämlingen, insbesondere solchen aus dem besonnten Saatbeet, und von Schattenblättern erwachsener Pflanzen zu vergleichen, unter Berücksichtigung ihrer Stellung zum Sonnenblatt, und ferner zu untersuchen, inwieweit sich eine anatomische Parallele zu dem bei vielen anderen Pflanzen beobachteten Auftreten morphologischer Jugendformen finden läßt.

Methodischer Teil.

Die Untersuchung beschränkt sich auf einige unserer Laubbäume und verschiedene Sträucher.

Die „Sonnenblätter“ entnahm ich nach Möglichkeit isoliert stehenden Bäumen, deren nach Süden gerichtete äußere Zweige fast die volle Tagessonne erhielten, die „Schattenblätter“ Bäumen aus dem tiefen Waldesschatten. Ich achtete ferner stets darauf, daß die Blätter auf älteren, also wirklich „erwachsenen“ Pflanzen wuchsen und auch selbst ihren endgültigen Entwicklungszustand erreicht hatten.

Als „Sonnensämling“ wird ein Sämling aus dem vollbesonnten Saatbeet, als „Schattensämling“ ein solcher aus dem möglichst tiefen Waldesschatten verstanden. Beim Einsammeln der Sonnensämlinge wurde streng darauf geachtet, daß von keiner Seite eine wenn auch nur zeitweise tägliche Beschattung möglich war, daß also die Sämlinge der vollen Wirkung des direkten Sonnenlichtes ausgesetzt waren. Ferner wurden die untersuchten Exemplare aus so weit stehenden Beständen

1) Goebel, Die Abhängigkeit der Blattform von Camp. rotund. von der Lichtintensität, und Bemerkungen über die Abhängigkeit der Heterophyllie anderer Pflanzen von äußeren Faktoren. Flora 1896, pag. 1 ff.

Ders., Über Jugendformen der Pflanze und deren künstliche Wiederhervorrufung. Sitz.-Ber. der mathem.-physik. Klasse d. Kgl. bayer. Ak. der Wissensch. 1896, Bd. XXVI, pag. 447 ff.

2) J. Familler, Die verschiedenen Blattformen von Camp. rotund. L. Flora 1900, Bd. LXXXVII, pag. 95 ff.

gewählt, daß eine gegenseitige Beschattung der Sämlingsblätter ausgeschlossen war. Schließlich überzeugte ich mich in allen Fällen, daß die Pflanzen wirklich einjährig waren und auch nicht umgepflanzt waren, also nicht etwa vorher an einem schattigen Standort gestanden hatten.

Es war mir nicht möglich, für alle Pflanzen Schattensämlinge zu erhalten, die Untersuchung erstreckt sich dann nur auf die Lichtsämlinge. Ferner fand ich für die Mehrzahl der untersuchten Pflanzen keine Schattensämlinge, deren Folgeblätter weit genug entwickelt gewesen wären, um bei der Untersuchung einwandfreie Resultate zu liefern.

Trotz langen Suchens in der Umgebung Berlins konnte ich nur von fünf Pflanzen Schattensämlinge erhalten. Wiederum war es mitunter nicht möglich, wenn ich Schattensämlinge hatte, zu der betreffenden Pflanze Sonnensämlinge zu bekommen, weil in der Kultur der Nachwuchs durch Stecklinge (Salix) oder auch durch Pfropfungen auf verwandte Varietäten (Populus) gezogen wurde. Auch wäre es zweifelhaft, ob eine Aufzucht künstlicher „Schatten"-Sämlinge einwandfreie Resultate ergeben hätte, da insbesondere die Transpirationsverhältnisse in der Natur ganz andere sind. Von der Aufzucht von Sonnensämlingen glaubte ich um so mehr absehen zu können, als die untersuchten Exemplare ganz sicherlich unter den oben angegebenen Verhältnissen aufgewachsen sind. Außerdem sind in vielen Fällen die Samen nur durch besondere und langwierige gärtnerische Maßnahmen zum Keimen zu veranlassen (ein- bis mehrjährige Stratifikation des Samens). Schließlich waren auch die Beleuchtungsverhältnisse des Institutsgartens zur Aufzucht von Sonnensämlingen gänzlich unzureichend.

Sonnenblätter, Schattenblätter und Schattensämlinge stammen aus Wäldern der näheren und weiteren Umgebung Berlins, die Sonnensämlinge aus dem Forstgarten des Klosters Chorin und den Späth'schen Baumschulen in Baumschulenweg bei Berlin[1]). Das Einsammeln des Materials besorgte ich selbst.

Im voraus sei auch hervorgehoben, daß ich bei Anfertigung der erforderlichen Präparate diese nach Möglichkeit gleichliegenden Stellen der Blätter entnahm und außerdem darauf achtete, daß die betreffenden Blätter, soweit es möglich war, annähernd gleiche Größe besaßen, was

1) Ich verfehle nicht, meinen verbindlichsten Dank Herrn Forstmeister Prof. Dr. Möller, Eberswalde, und Herrn Landes-Ökonomierat Späth, Baumschulenweg, auszusprechen, die mir in liebenswürdiger Weise gestatteten, im Forstgarten resp. in den Baumschulen das notwendige Material zu suchen und mir jede gewünschte genauere Auskunft erteilen ließen.

besonders für die Ausdehnung der Nervatur wichtig ist, die, wie Schuster[1]) zeigte, in gewisser Weise von der Blattgröße abhängig ist.

Spezieller Teil.

I. Fagaceen[2]).

1. Fagus silvatica L.

A. Licht- und Schattenblatt.

Unter den einheimischen Laubbäumen zeigt die Rotbuche in charakteristischer Weise die Ausbildung morphologisch und anatomisch verschiedener Licht- und Schattenblätter. Sie wurden zuerst von Stahl[3]) genauer beschrieben. Seine Untersuchungen erstreckten sich hauptsächlich auf die Blattgrößen und die veränderliche Struktur des Assimilationsapparates. Auch die anderen Blatteile sind eingehend untersucht worden; die Literatur wird an den betreffenden Stellen angegeben werden.

Die morphologischen Unterschiede erstrecken sich auf Blattgröße und Blattdicke. Das Lichtblatt besitzt im allgemeinen eine kleinere Blattspreite als das Schattenblatt, übertrifft es aber an Dicke um das Zwei- bis Dreifache. Nordhausen[4]) beobachtete auch Unterschiede in der Asymmetrie der Blatthälften. Er fand diese Asymmetrie beim Sonnenblatt stärker ausgebildet; doch läßt sie sich mit dem Auge kaum wahrhnemem (wie bei der Ulme), sondern ist nur durch genaue Messungen festzustellen.

---

1) W. Schuster, Die Blattaderung des Dikotylenblattes und ihre Abhängigkeit von äußeren Einflüssen. Ber. d. D. bot. Ges. 1907, Bd. XXVI, pag. 217 ff.

2) Über die Blattanatomie derselben siehe außer den weiter unten zitierten Arbeiten auch:

Solereder, Systematische Anatomie der Dikotyledonen, pag. 890 ff. Stuttgart 1899.

C. de Candolle, Anat. comp. des Feuilles etc. Mém. d. l. Soc. de Phys. et D'Hist. nat. de Genève 1879, T. XXVI, pag. 443 ff.

3) E. Stahl, Über den Einfluß der Lichtintensität auf Struktur und Anordnung des Assimilationsparenchyms. Bot. Zeit. 1880, Bd. XXXVIII, pag. 872.

Ders. Über den Einfluß des sonnigen und schattigen Standorts auf die Ausbildung der Laubblätter. Sep.-Abdr. a. d. Zeitschr. f. Naturw., Bd. XVI, pag. 6 u. 7. Jena 1883.

4) Nordhausen, Unters. über Asymmetrie von Laubblättern usw. Jahrb. f. wiss. Bot. 1902, Bd. XXXVII, pag. 17.

Die anatomisch wichtigsten Modifikationen zeigt das Mesophyll. Das Lichtblatt (Fig. 1)[1]) besitzt ein zwei-, mitunter sogar dreischichtiges Palisadenparenchym, dessen langgestreckte englumige Zellen dicht aneinanderliegen, ohne größere Interzellularen zu bilden. Das Schwammparenchym ist auf das geringste Maß beschränkt. Es gelangen auch nicht die typischen Sternzellen des Schwammparenchyms von Schattenblättern zur Ausbildung, sondern fast isodiametrische Zellen (Fig. 20), die oft ihre größere Ausdehnung senkrecht zur Blattspreite besitzen. Zuweilen wird auch auf der Blattunterseite eine Lage kurzer Palisadenzellen gebildet, wenn das Blatt infolge Drehung des Stieles oder Krümmung der Spreite zeitweilig die Unterseite der direkten Sonnenstrahlung aussetzt. Die Interzellularen sind relativ klein. Von den übrigen anatomischen Eigentümlichkeiten des Lichtblattes sei hervorgehoben, daß die Oberseite eine kleinzellige, fast ebenwandige Epidermis (Fig. 10) besitzt, deren Zellen durch zahlreiche Tüpfel kommunizieren; auf der Blattunterseite zeigt die Epidermis leichte Wellung der Zellwandungen (Fig. 9), die Anzahl der Tüpfel ist geringer. Die Zellen besitzen recht verschiedene Größe; sie sind in der Nähe der Spaltöffnungen kleiner als auf der Oberseite, dagegen sonst oft bedeutend größer. Dies Verhalten war für alle Blätter der Buche typisch. Die Spaltöffnungen sind zahlreich, die Ausdehnung der Nervatur ist relativ groß.

Das Mesophyll des Schattenblattes (Fig. 2) besitzt nur ein einschichtiges Palisadenparenchym. Die Zellen desselben sind zu kegelförmigen Zellen umgebildet, die sich mit weitem Lumen an die Epidermis ansetzen, sich dann verjüngen und englumig an die Sammelzellen des Schwammparenchyms anschließen. Diese „Trichterform“[2]) der Zellen ergibt naturgemäß breitere Interzellularräume, die eine reichliche Durchlüftung ermöglichen. Das Schwammparenchym besteht im allgemeinen aus drei Zellagen. Die vielarmigen Sternzellen desselben

---

1) In den Figuren ist das zum Palisadenparenchym gerechnete Gewebe stärker, das zum Schwammparenchym gerechnete dagegen schwächer punktiert worden.

2) Haberlandt betrachtet diese Zellen sowohl wegen der abweichenden Form als auch besonders wegen der andersartigen Lagerung der Chlorophyllkörner nicht als eigentliche „Trichterzellen“ (Über das Assimilationssystem, pag. 224). In dieser Arbeit soll der Begriff der „Trichterzellen“ daher etwas weiter definiert werden. Es sollen, ohne Rücksicht auf ihre Länge, stets solche Zellen Trichterzellen genannt werden, die auf der der Epidermis ansitzenden Seite einen deutlich größeren Zelldurchmesser besitzen als auf dem abgewandten Ende; bei Haberlandt hingegen darf außerdem ihre Höhendimension nur wenig oder gar nicht die Breitendimension übertreffen.

(Fig. 23) zeigen ihre größte Ausdehnung parallel der Blattoberfläche und schließen weite Interzellularen ein.

Die Epidermen des Schattenblattes (Fig. 16 u. 17) zeichnen sich durch große, stark gewelltwandige Zellen aus, die nur vereinzelt ein Vorkommen von Tüpfeln konstatieren lassen. Auch hier stehen die Zellgrößen der beiden Blattseiten in gleichem Verhältnis wie beim Sonnenblatt. Die Zellwandungen zeigen auf der Unterseite eine etwas stärkere Wellung. Die Stomata sind nicht so zahlreich wie beim Lichtblatt, ebenso erreicht die Nervatur nicht die gleiche Ausdehnung.

Ein genauerer zahlenmäßiger Vergleich zwischen Licht- und Schattenblatt des erwachsenen Baumes wird sich am natürlichsten aus Tabelle 1 ergeben.

Tabelle 1.

Blatt	1 Blattdicke in μ	2 Dicke des Palisadenparenchyms in μ	3 Dicke des Schwammparenchyms in μ	4 Mesophyllquotient	5 Anzahl der Epidermiszellen auf der Oberseite (auf 1 qmm)	6 Anzahl der Epidermiszellen auf der Unterseite (auf 1 qmm)	7 Anzahl der Spaltöffnungen auf 1 qmm	8 Länge der Nervatur in mm auf 1 qmm
Sonnenblatt	160	87	46	1,90	1 725	3 000	413	12,2
Schattenblatt	73	20	35	0,57	938	1 125	113	8,8

Die vorstehenden Zahlen stellen Durchschnittswerte dar. Die erforderlichen Schnitte wurden korrespondierenden Blattstellen entnommen.

Die Spalten 1—3 umfassen die Messungen für die Blattdicke und das Mesophyll. Besonders auffällig tritt hier die überaus starke Ausbildung des Palisadenparenchyms im Lichtblatt hervor, die die des Schattenblattes um mehr als das Vierfache übertrifft. Spalte 4 enthält die „Mesophyllquotienten“. Als solchen bezeichne ich den Quotienten:

$$\frac{\text{Dicke des Palisadenparenchyms}}{\text{Dicke des Schwammparenchyms}}.$$

Er erlaubt einen Schluß auf die Verteilung dieser beiden Gewebe im Mesophyll. Im vorliegenden Falle ist er für das Lichtblatt bedeutend größer als 1, für das Schattenblatt kleiner als 1, d. h. im Lichtblatt übertrifft die Ausdehnung des Palisadenparenchyms die des Schwammparenchyms, während es beim Schattenblatt umgekehrt ist (Fig. 1 u. 2).

Spalte 5 und 6 betreffen die Epidermiszellen. Es bestätigt sich, daß diese beim Sonnenblatt kleiner sind als beim Schattenblatt und daß sie bei beiden Blattsorten auf der Blattunterseite zahlreicher sind als auf der Blattoberseite.

Spalte 7 gibt die Verteilung der Spaltöffnungen. Ihre Anzahl übertrifft beim Lichtblatt die des Schattenblattes nicht ganz um das Vierfache [1]).

Spalte 8 endlich enthält die Ausdehnung der Blattnervatur in Millimetern auf ein Quadratmillimeter, wobei im Hinblick auf die Resultate Schuster's über den gleichfalls zu berücksichtigenden Einfluß der Blattgröße auf die Nervatur nochmals hervorgehoben sein mag, daß etwa gleich große Blätter untersucht wurden[2]). Die Zahlen der Spalte 8 lassen die stärkere Entwicklung der Nervatur beim Lichtblatt deutlich erkennen.

B. Primärblätter der Sämlinge.

Nach dieser kurzen vergleichenden Übersicht der Anatomie von Licht- und Schattenblatt folge nun die Untersuchung der Primärblätter der Sämlinge. Tabelle 2 enthält die für die beiden Blattsorten gefundenen Zahlen.

Tabelle 2.

Primärblätter	1 Blattdicke	2 Dicke des Palisadenparenchyms	3 Dicke des Schwammparenchyms	4 Mesophyllquotient	5 Anzahl der Epidermiszellen auf der Oberseite	6 Anzahl der Epidermiszellen auf der Unterseite	7 Anzahl der Spaltöffnungen	8 Länge der Nervatur
Sonnensämling	63	20	25	0,80	1 188	1 875	188	7,0
Schattensämling	85	23	42	0,55	900	1 688	225	6,6

1) Zu den Zahlen in den Spalten 5—7 ist zu bemerken, daß sie nur für solche Blattstellen bestimmt wurden, wo keine Gefäßbündel unterhalb im Mesophyll lagen. An diesen Stellen pflegen die Epidermiszellen beider Blattseiten in der Richtung des Gefäßbündelverlaufes gestreckt zu sein und die Stomata zu fehlen.

2) Die Blätter wurden aufgehellt, die Nervatur bei möglichst schwacher Vergrößerung gezeichnet und mit dem Kurvenmesser gemessen. Die erhaltenen Zahlen wurden in Millimeter auf 1 qmm umgerechnet. Das Aufhellen der Blätter erfolgte nach Entfärben mit Alkohol meistens durch Chloralhydrat. Erwies sich dies als erfolglos, so ergab stets ein Erhitzen mit einer mehr oder weniger konzentrierten Lösung von Ätzkali und nachfolgendes Entfärben mit Wasserstoffhyperoxyd eine ausreichende

Für den Sonnensämling beträgt die Dicke des Primärblattes nur 63 μ; sie bleibt damit um 10 μ hinter der des erwachsenen Schattenblattes zurück. Die der Blattoberseite anliegenden Mesophyllzellen sind Trichterzellen (Fig. 3), die denen des Schattenblattes sehr ähnlich sind. Das Schwammparenchym besteht aus einer meist dreischichtigen Lage typischer Sternzellen (Fig. 21); es übertrifft das Palisadenparenchym an Dicke, so daß ebenso wie beim Schattenblatt der Mesophyllquotient kleiner als 1 wird. Die Epidermiszellen (Fig. 14 u. 15) sind auf beiden Blattseiten stark gewelltwandig und nur ganz vereinzelt getüpfelt; sie sind auf der Unterseite zahlreicher als auf der Oberseite. Abgesehen von einem geringen Größenunterschied unterscheiden sich also die Epidermen in nichts von denen eines Schattenblattes. Die Anzahl der Stomata und die Länge der Nervatur sind gering.

Das Primärblatt des Schattensämlings erreicht eine Dicke von 85 μ, womit es die des normalen Schattenblattes um 12 μ übertrifft; dagegen bleiben die Mesophyllquotienten gleich. Die Trichterzellen des Palisadenparenchyms sind etwas voluminöser als die des Schattenblattes (Fig. 2 u. 4). Das Schwammparenchym ist außerordentlich stark entwickelt und in der Regel vierschichtig; es wird von großen Sternzellen gebildet (Fig. 24). Die Epidermiszellen (Fig. 12 u. 13) sind sehr groß und stark verzahnt, auf der Unterseite zahlreicher als auf der Oberseite. Die Anzahl der Spaltöffnungen ist relativ sehr groß, die Länge der Nervatur dagegen gering.

Vergleicht man das Primärblatt des Sonnensämlings[1]) mit dem des Schattensämlings, so ergibt sich die überraschende Tatsache, daß das Blatt O $(1,a)$ dünner ist als das Blatt A(1) und zwar um 22 μ. Bedingt wird dies hauptsächlich durch das außerordentlich stark entwickelte Schwammparenchym des Blattes A(1). Auffallend ist ferner die Verteilung der Spaltöffnungen. Die Anzahl derselben ist beim Blatt A(1) (225 auf 1 qmm) größer als beim Blatt O$(1, a)$ (188 auf 1 qmm). Diese beiden Erscheinungen stehen in direktem Gegensatz zu den Verhältnissen

Aufhellung. Ist die Ätzkalilösung hinreichend konzentriert, so pflegen sich oft obere und untere Blattepidermis zu lösen. Man erhält dann nach Behandlung mit Chlorzinkjod sehr große schöne Präparate, die sich für das Zählen der Epidermiszellen und der Spaltöffnungen gut eignen.

1) Es sei im folgenden abgekürzt: Blatt O $(1,a)$ = Primärblatt des Sonnensämlings, Blatt A (1) = Primärblatt des Schattensämlings, O (e) = Lichtblatt des erwachsenen Baumes, A (e) = Schattenblatt des erwachsenen Baumes; ferner: O $(1,b)$ = Folgeblatt des Sonnensämlings, O (3) = Sonnenblatt einer 3 jährigen Sonnenpflanze usw.

beim Licht- und Schattenblatt erwachsener Bäume, wo das erstere dicker ist als das letztere und auch fast viermal soviel Stomata besitzt. Dagegen ist der Mesophyllquotient für das Blatt $O_{(1,\,a)}$ größer als für das Blatt $A_{(1)}$ (0,80 zu 0,55). Auch die Interzellularen sind beim Blatt $O_{(1,\,a)}$ kleiner.

C. Folgeblätter.

Die vorangehende Untersuchung zeigte, daß die Primärblätter des Sonnen- und Schattensämlings andere Struktur besitzen als Licht- und Schattenblatt des erwachsenen Baumes. Es fragt sich nun, ob die Folgeblätter sofort diese Struktur der erwachsenen Licht- und Schattenblätter zeigen oder ob durch Zwischenstufen eine allmähliche Entwicklung erfolgt. In der Tat ist nun letzteres der Fall. Diese Entwicklung wurde bei der Buche[1]) studiert:

a) an Pflanzen aus der Sonne[2]):

1. Primärblatt des Sämlings (Blatt $O_{(1,\,a)}$);
2. Folgeblatt des Sämlings[3]) (Blatt $O_{(1,\,b)}$);
3. Blatt einer 3 jährigen Pflanze (Blatt $O_{(3)}$);
4. Blatt einer 6 jährigen Pflanze (Blatt $O_{(6)}$);
5. Blatt einer 15—20 jährigen Pflanze (Blatt $O_{(15)}$).

b) an Pflanzen aus dem Schatten:

1. Primärblatt des Sämlings (Blatt $A_{(1)}$);
2. Blatt einer 3 jährigen Pflanze (Blatt $A_{(3)}$).

Die durch die Untersuchung gefundenen Zahlen sind in der Tabelle 3 zusammengestellt. Die schon oben angegebenen Zahlen sind zum Vergleich beigefügt.

---

1) Bei den anderen Bäumen wurde außer den besprochenen vier Blattarten nur noch ein Folgeblatt des Sämlings untersucht. Doch dürfte auch bei diesen Bäumen eine etwaige Entwicklung sich in ähnlicher Weise vollziehen.

2) Die „Sonnenpflanzen" stammen aus den Späth'schen Baumschulen. Da hier die jungen Pflanzen mitunter umgepflanzt werden, ließ sich oft nichts Sicheres über die früheren Beleuchtungsverhältnisse sagen, insbesondere ob nicht von irgendeiner Seite zeitweise Beschattung erfolgt war. Da außerdem hin und wieder in einem Jahre keine Buchensämlinge gezogen wurden, fehlten verschiedene Jahrgänge völlig. Für die angeführten konnte ich wirklich einwandfreies Material erhalten.

3) Unter Folgeblatt des Sämlings wird hier und im folgenden immer eines der möglichst spät entstandenen Blätter des Sämlings verstanden, bei denen die etwaige Entwicklung also schon etwas weiter fortgeschritten ist. Doch war in der Regel nur noch das erste Folgeblatt weit genug entwickelt, um für die Untersuchung brauchbar zu sein.

Tabelle 3.

Blatt	1 Dicke des ganzen Blattes in μ	2 Dicke des Palisadenparenchyms in μ	3 Dicke des Schwammparenchyms in μ	4 Mesophyll-quotient	5 Anzahl der Epidermiszellen auf 1 qmm der Oberseite	6 Anzahl der Epidermiszellen auf 1 qmm der Unterseite	7 Anzahl der Stomata auf 1 qmm	8 Länge der Nervatur in mm auf 1 qmm
O (1, a)	63	20	25	0,80	1 188	1 875	188	7,0
O (1, b)	103	37	46	0,80	1 212	2 037	206	8,5
O (3)	127	60	45	1,30	1 500	2 625	263	9,5
O (6)	144	74	46	1,60	1 530	2 712	300	11,0
O (15)	155	84	46	1,84	1 650	2 900	375	12,0
O (e)	160	87	46	1,90	1 725	3 000	416	12,2
A (1)	85	23	42	0,55	900	1 688	225	6,6
A (3)	81	22	39	0,57	912	1 458	188	6,9
A (e)	73	20	35	0,57	938	1 125	113	8,8

a) Sonnenpflanzen.

War das Primärblatt des Sonnensämlings noch in allen Teilen dem Schattenblatt sehr ähnlich, so zeigt sich beim Folgeblatt bereits die kräftig einsetzende Entwicklung. Diese macht sich am bemerkbarsten für das Mesophyll (Fig. 7). Hatte das Blatt O(1, a) deutlich trichterförmige Zellen, so haben sich diese beim Blatt O(1, b) fast völlig verloren. Die Trichterzellen von 20 μ Länge sind zu schlanken Palisadenzellen von 37 μ geworden. Nur wenige Zellen sind noch an ihrer Ansatzstelle zur Epidermis breiter als auf dem abgewandten Ende. Auch das Schwammparenchym ist von 25 μ auf 46 μ gewachsen. Die oberen Zellen desselben haben nicht mehr das charakteristische Aussehen von Sternzellen, sondern sind in der Richtung parallel der Blattspreite verkürzt. Saßen beim Blatt O(1, a) noch drei bis vier Trichterzellen den Sammelzellen auf, so sind es beim Blatt O(1, b) durchschnittlich nur noch zwei bis drei. Es zeigt sich also deutlich das Bestreben, diesen Zellen eine andere Wachstumsrichtung zu geben. Ursprünglich lag die Hauptrichtung desselben parallel zur Blattoberfläche, beim Blatt O(1, b) ist sie dagegen weniger gegen die dazu senkrechte bevorzugt. Die Schwammparenchymzellen sind dicker geworden und nähern sich, besonders in der oberen Lage, einer mehr isodiametrischen Form; vorherrschende Zellform sind aber doch noch die flachen Zellen (Fig. 22). Stellenweise wird das Schwammparenchym vierschichtig. Die stärkere Ausbildung des Mesophylls läßt die Blattdicke von 63 auf 103 μ steigen; sie übertrifft

damit die des normalen Schattenblattes, steht jedoch diesem immer noch näher als dem Sonnenblatt. Die annähernd gleichmäßige Entwicklung des Palisaden- und Schwammparenchyms läßt den Mesophyllquotienten ungeändert (= 0,80).

Die Änderung der Epidermis (Fig. 18 u. 19) ist weniger ins Auge fallend. Die Zellen derselben sind sehr stark gewelltwandig und denen des Schattenblattes durchaus ähnlich. Immerhin läßt sich eine fortschreitende Entwicklung konstatieren. Auf der Blattoberseite steigt die Zellenzahl von 1188 auf 1212, auf der Unterseite von 1875 auf 2037. Auch die Zahl der Stomata wächst von 188 auf 206, die Ausdehnung der Nervatur aber nur von 7 mm auf 8,5, erreicht damit also nicht die des Schattenblattes.

Das Blatt der 3 jährigen Sonnenpflanze zeigt weiteren Fortschritt. Die Blattdicke ist auf 127 μ gestiegen. Die Palisadenzellen (Fig. 5) haben die für das Sonnenblatt charakteristische Form erhalten; ihr Zellumen ist noch enger geworden. Die Hauptänderung zeigt sich jedoch in der Ausbildung der oberen Zellage des Schwammparenchyms. Die Zellen desselben haben ihre Hauptwachstumsrichtung völlig geändert; sie ist nicht mehr parallel der Blattoberseite, sondern senkrecht zu dieser orientiert, d. h. die Zellen haben ihre größte Ausdehnung in der gleichen Richtung wie die Palisadenzellen. Ohne daß diese Zellschicht der zweiten Zellage des Palisadenparenchyms eines erwachsenen Sonnenblattes völlig gleicht, sei sie zum Palisadenparenchym gerechnet, da sie eben die deutlich erkennbare Vorstufe zu jener bildet. Auch die Zellen des Schwammparenchyms haben an Flächenausdehnung verloren (Fig. 26). Der Mesophyllquotient ist größer als 1 geworden und nähert sich dem des erwachsenen Sonnenblattes ganz bedeutend.

Die Anzahl der Epidermiszellen und der Stomata hat sich relativ stark vermehrt; doch ist die Verzahnung der Zellen sehr kräftig, so daß die äußere Ansicht immer noch schattenblattähnlich ist. Die Nervatur endlich hat auch weiter zugenommen; sie erreicht jetzt eine Länge von 9,5 mm.

Die weitere Entwicklung ist gegeben. Die Dicke des Blattes O(6) und seiner Mesophyllschichten hat sich in entsprechender Weise vergrößert, ebenso wie der Mesophyllquotient. Zur Blattstruktur ist nur zu bemerken, daß die Zellen der ersten Palisadenschicht (Fig. 8) länger, die der zweiten englumiger geworden sind. Die Schwammparenchymzellen (Fig. 27) haben eine weitere Annäherung an die normale Gestalt erfahren. Relativ gering ist die Änderung der Epidermiszellen; noch immer

sind die Zellwandungen kräftig gewellt. Stomata und Nervatur hingegen zeigen eine stärkere Entwicklung.

Mit dem Blatte der 15—20 jährigen Sonnenpflanze hat die Entwicklung wohl ihren Abschluß erreicht. Die Blattdicke bleibt mit 155 μ nur um 5 μ hinter der des Sonnenblattes eines alten Baumes zurück. Die Ausbildung des Mesophylls ist fast völlig übereinstimmend (Fig. 11 u. 28). Nur die Zellen der zweiten Palisadenschicht waren etwas kürzer und weitlumiger. Der Mesophyllquotient ist nur um 0,06 kleiner als der des normalen Sonnenblatts. Auch die Zahlen für die Epidermiszellen, die Stomata und die Nervatur haben sich der normalen Größe bis auf ein Geringes genähert. Die Wellung der Epidermiszellwandungen bewegt sich in den für das erwachsene Sonnenblatt geltenden Grenzen.

Erst die ungefähr 20 jährige Sonnenpflanze entwickelt demnach ein normales Sonnenblatt.

b) Schattenpflanzen.

Das Primärblatt der Schattenpflanze ähnelt zwar dem Schattenblatte der erwachsenen Pflanze sehr, unterscheidet sich von ihm aber doch in einigen wichtigen Teilen, so daß auch hier eine Entwicklung stattfinden muß. Da im Waldesschatten die jungen Pflanzen bei den außerordentlich ungünstigen Beleuchtungs- und Transpirationsverhältnissen sich bald reichlich verzweigen und strauchartigen Charakter annehmen, läßt sich ihr Alter nur sehr ungenau angeben. Daher begnügte ich mich mit der Untersuchung des Blattes einer dreijährigen Schattenpflanze (Fig. 5 u. 25).

Das Primärblatt des Sämlings übertrifft das Schattenblatt in der Blattdicke, besitzt ein stärkeres Palisadenparenchym und Schwammparenchym, mehr Spaltöffnungen und infolgedessen auch mehr Epidermiszellen auf der Blattunterseite, hat aber andererseits einen etwas kleineren Mesophyllquotienten, weniger Epidermiszellen auf der Blattoberseite und geringere Ausdehnung der Nervatur. Es muß also sowohl eine rückschreitende wie eine fortschreitende Entwicklung zum Blatt $A_{(e)}$ stattfinden. Das Blatt der 3 jährigen Schattenpflanze müßte demnach eine Mittelstufe darstellen. Dies wurde durch die Untersuchung bestätigt. Das Blatt $A_{(3)}$ steht mit 81 μ Blattdicke zwischen Blatt $A_{(1)}$ mit 85 μ und Blatt $A_{(e)}$ mit 73 μ, die entsprechenden Zahlen für das Palisadenparenchym sind in der Reihenfolge Blatt $A_{(1)}$, $A_{(3)}$, $A_{(e)}$: 23, 22 und 20 μ, für das Schwammparenchym: 42, 39 und 35 μ, für die Spaltöffnungen: 225, 188 und 113 und für die Epidermiszellen der Blattunterseite 1688, 1456 und 1125. Diese Zahlen zeigen die rückschreitende

Entwicklung. Die vorschreitende findet sich in den Zahlen für den Mesophyllquotienten, die Anzahl der Epidermiszellen auf der Blattoberseite und die Nervatur. Der Mesophyllquotient ist beim Blatt A(1) gleich 0,55; der sehr geringe Unterschied gegen das Blatt A(e) hat sich schon beim Blatt A(3) verloren. Die Anzahl der Epidermiszellen auf 1 qmm der Blattoberseite steigt von 900 auf 912 bei A(3) und auf 938 bei A(e), ebenso die Nervatur von 6,6 über 6,9 auf 8,8 mm.

Die Untersuchung zeigt, daß die Entwicklung von der Struktur des Primärblattes zu den Sonnen- und Schattenformen des erwachsenen Blattes nicht sprunghaft erfolgt, daß also etwa das Folgeblatt des Sonnensämlings ein wohlausgebildetes Sonnenblatt ist, sondern daß sie sich über eine größere Zahl von Vegetationsperioden erstreckt. Sie dürfte bei den Sonnenpflanzen mit dem 20. Jahre, bei den Schattenpflanzen ungefähr mit dem 10. vollendet sein. Daß sie für die Sonnenpflanzen so viel länger dauert, ist erklärlich, denn das Blatt O(1, a) ist dem ausgebildeten Lichtblatt in keiner Weise ähnlich, während dagegen die Unterschiede in den Strukturen der Blätter A(1) und A(e) bedeutend geringer sind. Braucht also hier die Entwicklung nur eine sehr geringe zu sein, so erfordert sie bei den Sonnenpflanzen weitestgehende Umbildungen: es muß das Mesophyll um das Dreifache verdickt werden, es müssen die Zellen desselben andere Gestalt und teilweise auch andere Funktion erhalten, ferner muß die anfangs so starke Wellung der Epidermiszellwandungen fast völlig beseitigt werden und schließlich die Anzahl der Stomata und die Ausdehnung der Nervatur ganz beträchtlich vergrößert werden.

D. Primärblatt des Sonnensämlings und Schattenblatt des erwachsenen Baumes.

Es erübrigt sich noch, einen näheren Vergleich zwischen dem Primärblatt des Sonnensämlings und dem Schattenblatt des erwachsenen Baumes anzustellen. Zu diesem Zweck sind die betreffenden Zahlen in der Tabelle 4 nochmals angegeben (die Zahlen für das Sonnenblatt des erwachsenen Baumes sind vergleichshalber beigefügt).

Das Blatt A(e) ist um 10 μ dicker als das Blatt O(1, a). Da nun die Dicke der beiden Epidermisschichten und des Palisadenparenchyms für beide Blätter die gleiche ist, so kommen diese 10 μ allein auf das Schwammparenchym des Schattenblattes. Daher wird auch der Mesophyllquotient für das Blatt O(1, a) etwas größer als für A(e); er bleibt aber ebenfalls kleiner als 1. Für die obere Epidermisschicht ist der vorhandene Unterschied gering; die Zellen sind beim Schattenblatt etwas

Tabelle 4.

Blatt	1 Dicke des ganzen Blattes in μ	2 Dicke des Palisadenparenchyms in μ	3 Dicke des Schwammparenchyms in μ	4 Mesophyll-quotient	5 Anzahl der Epidermiszellen auf 1 qmm der Oberseite	6 Anzahl der Epidermiszellen auf 1 qmm der Unterseite	7 Anzahl der Stomata auf 1 qmm	8 Länge der Nervatur in mm auf 1 qmm
O (1,a)	63	20	25	0,80	1 188	1 875	188	7,0
A (e)	73	20	35	0,57	938	1 125	113	8,8
O (e)	160	87	46	1,90	1 725	3 000	416	12,2

größer. Bei beiden aber sind sie äußerst stark gewellt. Beträchtlicher ist der Unterschied in der Zellanzahl der unteren Epidermis. Er wird verursacht durch die größere Anzahl der Stomata beim Sämling. Diese bedingt eine Vermehrung der den Spaltöffnungen ansitzenden kleineren Epidermiszellen und ruft den obigen Unterschied in der Zellenzahl hervor. Die Nervatur ist beim Sämling etwas geringer ausgebildet als beim Schattenblatt.

Der Vergleich lehrt, daß die Struktur des Blattes O(1, a), abgesehen von einigen geringen Unterschieden, der des Blattes A(e) völlig gleicht. Diese Unterschiede erscheinen besonders klein, wenn damit die Zahlenwerte des erwachsenen Sonnenblattes verglichen werden. Man kann also sagen:

Bei der Rotbuche besitzt das Primärblatt des Sonnensämlings die charakteristischen Merkmale des Schattenblattes erwachsener Bäume.

2. Quercus sessiliflora Martyn.

A. Licht- und Schattenblatt.

Die morphologischen Unterschiede sind gering. Die Blattgrößen schwanken in weiten Grenzen, doch scheinen die Schattenblätter durchschnittlich etwas größer zu sein.

Die anatomischen Unterschiede erstrecken sich vorwiegend auf die Struktur des Mesophylls, die Anzahl der Spaltöffnungen und die Ausdehnung der Nervatur. Dagegen sind sie bei den Epidermen nicht so beträchtlich wie bei Fagus silvatica.

Tabelle 5 gibt die Resultate der Untersuchung für Licht- und Schattenblatt.

Tabelle 5.

Blatt	1 Dicke des ganzen Blattes	2 Dicke des Palisaden-parenchyms	3 Dicke des Schwamm-parenchyms	4 Mesophyll-quotient	5 Anzahl der Epi-dermiszellen auf der Blatt-oberseite	6 Anzahl der Epidermiszellen auf der Blattunterseite	7 Anzahl der Stomata	8 Länge der Nervatur
Lichtblatt	231	148	37	4,00	1 577	2 900	810	14,3
Schattenblatt	122	44	50	0,89	1 364	2 560	468	9,9

Das Sonnenblatt der erwachsenen Pflanze hat eine Dicke von 231 μ, wovon auf das Palisadenparenchym 148 und auf das Schwammparenchym 37 μ entfallen; der Mesophyllquotient ist gleich 4,00. Das Palisadenparenchym (Fig. 29) ist demnach überaus mächtig entwickelt; es ist meist vierschichtig, doch werden die Zellen der unteren Schichten immer kürzer und dicker und bilden einen Übergang zum Schwammparenchym. Dieses besitzt keine typischen Sternzellen, sondern besteht aus einer oberen Zellschicht annähernd isodiametrischer Zellen, während die andere, der unteren Epidermis anliegende aus palisadenähnlichen Zellen zusammengesetzt ist, die durch bauchige Erweiterungen kommunizieren.

Die Epidermisschichten beider Blattseiten haben fast völlig ebenwandige Zellen; die Anzahl derselben ist auf der Blattunterseite bedeutend größer als auf der Oberseite (2900 zu 1777 auf 1 qmm). Die Außenwandungen der Epidermen sind, besonders auf der Oberseite, stark verdickt (Fig. 42). Die Anzahl der Spaltöffnungen ist sehr groß, = 810. Auch die Nervatur ist stark entwickelt; ihre Ausdehnung beträgt 14,3 mm auf 1 qmm.

Das Schattenblatt des erwachsenen Baumes ist nur 122 μ dick. Bei einer Dicke von 44 μ für das Palisaden- und von 50 μ für das Schwammparenchym ergibt sich der Mesophyllquotient zu 0,89, d. h. er ist für das Schattenblatt wieder kleiner als 1. Das Palisadenparenchym (Fig. 30) ist einschichtig. Über die Zellformen desselben ist Bemerkenswertes kaum zu sagen; es werden nicht, wie bei der Buche, trichterförmige Zellen ausgebildet, sondern die Zellen sind nur kürzer und weitlumiger als beim Sonnenblatt. Im Schwammparenchym dominieren die flachen Formen der Sternzellen; die Struktur ist lakunöser als beim Sonnenblatt.

So groß nun der Unterschied in der Struktur des Mesophylls für Licht- und Schattenblatt ist, so gering ist er für die Epidermen. Auch

beim Schattenblatt sind auf der Oberseite die Zellen nahezu völlig ebenwandig und auf der Unterseite nur leicht gewellt; die Außenwände sind stark verdickt. Nur die Zellanzahl ist etwas kleiner, 1364 auf der Oberseite und 2560 auf der Unterseite; die Zellen sind also etwas größer als beim Sonnenblatt. Die Dicke der beiden Epidermisschichten ist allerdings für letzteres bedeutend größer. Beträchtlicher ist auch der Unterschied in der Anzahl der Stomata. Sie bleibt beim Schattenblatt fast um die Hälfte hinter dem Sonnenblatt zurück. Die Länge der Nervatur ist 9,9 mm auf 1 qmm, d. h. um 4,4 mm geringer.

B. Primärblätter der Sämlinge.

Die Primärblätter der Sämlinge sind bedeutend kleiner als die Blätter der erwachsenen Bäume. Unterschiede in der Blattgröße zwischen Sonnen- und Schattensämling ließen sich nicht konstatieren.

Tabelle 6.

	1 Dicke des ganzen Blattes	2 Dicke des Palisaden-parenchyms	3 Dicke des Schwamm-parenchyms	4 Mesophyll-quotient	5 Anzahl der Epidermiszellen auf der Blattoberseite	6 Anzahl der Epidermiszellen auf der Blattunterseite	7 Anzahl der Stomata	8 Länge der Nervatur
Blatt O (1,a)	93	32	39	0,82	1 321	2 570	469	11,7
Blatt A (1)	96	33	43	0,77	1 023	1 025	256	9,6

Tabelle 6 enthält die für die Primärblätter gefundenen Zahlen.

Beim Sonnensämling erreicht das Primärblatt eine Dicke von 93 μ; hiervon entfallen 32 μ auf das Palisaden- und 39 μ auf das Schwammparenchym. Der Mesophyllquotient bleibt somit kleiner als 1, = 0,82. Diese Zahlen sind sämtlich kleiner als die entsprechenden des Schattenblatts. Die Zellen des einschichtigen Palisadenparenchyms (Fig. 31) sind verhältnismäßig weitlumig und mitunter an der Epidermis breiter als an dem an das Schwammparenchym grenzenden Ende, d. h. „trichterförmig". Das Schwammparenchym ist von dem des Schattenblattes kaum verschieden.

Die Epidermis der Blattoberseite besitzt eine schwächere Verdickung der Außenwandung und ist dünner als bei den Blättern O(e) und A(e), dagegen ist die Zellform die gleiche; auf 1 qmm kommen 1321 Zellen. Die Zellen der Unterseite sind leicht gewellt, wie beim Schattenblatt,

ihre Anzahl ist 2570. Sonst gilt für die untere Epidermis dasselbe wie für die obere. Über die Verteilung der Stomata und die Länge der Nervatur ist nichts besonderes zu bemerken, auf 1 qmm kommen 469 Stomata und 11,7 mm Nervatur.

Für das Primärblatt des Schattensämlings ergab sich die Dicke des gesamten Blattes zu 96 μ, die des einschichtigenPalisadenparenchyms zu 33 μ und die des Schwammparenchyms zu 43 μ; der Mesophyllquotient ist folglich 0,77. Die Struktur des Mesophylls (Fig. 32) unterscheidet sich kaum von der der Blätter A(e) und O(1, a).

Die Epidermiszellen sind auf beiden Blattseiten größer und stärker gewellt als bei den anderen Blättern. Es fanden sich für die Oberseite 1023, für die Unterseite 1025 Zellen auf 1 qmm. Die Anzahl der Stomata ist gering, = 256, die Länge der Nervatur beträgt 9,6 mm auf 1 qmm.

Die Untersuchung zeigt, daß das Primärblatt des Sonnen- und das des Schattensämlings auf einer ungefähr gleichen Entwicklungshöhe stehen. Blattdicke und Struktur des Mesophylls stimmen fast genau überein. Das Blatt A(1) zeigt sich ganz wenig günstiger entwickelt, dagegen ist der Mesophyllquotient für das Blatt O(1, a) etwas größer (0,82 zu 0,77). Ebenso übertrifft das Blatt O(1, a) das Blatt A(1) in der Ausbildung der Stomata und der Nervatur. Das Verhältnis ist hier annähernd dasselbe wie bei Licht- und Schattenblatt des erwachsenen Baumes. Dasselbe gilt für die Blattepidermen.

C. Folgeblatt des Sonnensämlings.

Die Blattgröße hat zugenommen; sie beträgt jetzt $^1/_3$—$^1/_2$ des normalen Sonnenblattes. Die Blattdicke ergab sich zu 148 μ. Das Palisadenparenchym ist zweischichtig geworden (Fig. 33). Die Zellen der zweiten Schicht sind zwar noch kurz und dick, doch haben sie ihre größte Ausdehnung senkrecht zur Blattoberfläche und lassen unzweifelhaft ihren Übergang zum Palisadenparenchym erkennen. Hierdurch wächst die Dicke dieses Gewebes auf 74 μ, gegen 32 μ beim Blatt O(1, a). Indem so eine Mesophyllschicht zu Palisadengewebe wird, wird das Schwammparenchym um eine Schicht ärmer und erhält die für das Sonnenblatt typische Gestalt. Seine Dicke beträgt 41 μ, so daß sich der Mesophyllquotient von 0,82 auf 1,80 vergrößert; er wird größer als 1.

Auch Spaltöffnungen und Nervatur zeigen Weiterentwicklung. Es kommen auf 1 qmm 510 Stomata und 13,1 mm Nervatur. Geringer bemerkbar macht sich die Änderung in den Epidermiszellen. Die Anzahl derselben wächst für die Oberseite auf 1400, für die Unterseite auf 2600

Zellen. Bedeutender ist die Dickenzunahme der beiderseitigen Epidermen und der Verdickungsschicht ihrer Außenwandungen (Fig. 33).

Die Entwicklung vom Primärblatt des Sonnensämlings zum normalen Lichtblatt setzt beim Folgeblatt des Sämlings sehr kräftig ein. Das Schwammparenchym erhält bereits die normale Gestalt; im Palisadenparenchym wird eine zweite Zellschicht angelegt, auch Stomata und Nervatur werden weitergebildet. Immerhin unterscheidet es sich sehr wesentlich von dem fertigen Sonnenblatt durch seine vier Mesophyllschichten, während diesem meist sechs zukommen. Vergleicht man die Größe der Fortentwicklung mit der gleichen bei der Buche, so müßte die Entwicklung zum Sonnenblatt bei der Eiche bis spätestens zum 7. Lebensjahre vollendet sein. Wahrscheinlich dürfte sie jedoch schon eher ihren Abschluß gefunden haben.

D. Primärblatt des Sonnensämlings und Schattenblatt des erwachsenen Baumes.

In Tabelle 7 sind die betreffenden Zahlen zusammengestellt, die für das Sonnenblatt O(e) des Vergleichs wegen ebenfalls angeführt.

Tabelle 7.

	1 Dicke des ganzen Blattes	2 Dicke des Palisadenparenchyms	3 Dicke des Schwammparenchyms	4 Mesophyllquotient	5 Anzahl der Epidermiszellen auf der Blattoberseite	6 Anzahl der Epidermiszellen auf der Blattunterseite	7 Anzahl der Stomata	8 Länge der Nervatur
Blatt O (1,a)	93	32	39	0,82	1 321	2 570	469	11,7
Blatt A (e)	122	44	50	0,89	1 364	2 560	468	9,9
Blatt O (e)	231	148	37	4,00	1 577	2 900	810	14,3

Das Blatt A(e) ist um 29 μ dicker als das Blatt O(1, a). Diese stärkere Dicke verteilt sich ziemlich gleichmäßig auf die Epidermen, das Palisaden- und das Schwammparenchym. Auch der Mesophyllquotient ist größer als beim Blatt O(1, a), 0,89 zu 0,82. Die Struktur des Mesophylls ist kaum verschieden; die Palisadenzellen des Blattes O (1, a) sind etwas kürzer und dicker. Die Epidermiszellen sind in Gestalt und Größe durchaus gleich, auch die Anzahl der Stomata ist übereinstimmend. Ein größerer Unterschied zeigt sich nur in der Ausdehnung der Nervatur; diese ist für das Blatt O(1, a) größer, so daß es ungefähr in der Mitte zwischen den Blättern A(e) und O(e) steht.

Die vorhandenen Unterschiede zwischen Primärblatt des Sonnensämlings und Schattenblatt des erwachsenen Baumes sind, besonders im Hinblick auf die soviel größeren Zahlen des Sonnenblattes, äußerst gering und unbedeutend; es läßt sich, ebenso wie bei der Buche, das Resultat aussprechen:

Das Primärblatt des Sonnensämlings von Quercus sessiliflora besitzt die charakteristischen Merkmale des Schattenblattes des erwachsenen Baumes.

II. Ulmaceen [1]).

3. Ulmus campestris L.

Für die Ulme beschränkt sich die Untersuchung auf die Blätter des erwachsenen Baumes und die des Sonnensämlings.

In Tabelle 8 sind die sämtlichen für die Ulme gefundenen Zahlen vorweg angegeben. Zur kürzeren Darstellung sollen sie im Text, ebenso wie auch bei den folgenden Pflanzen, nicht wiederholt werden. Ferner werden im Folgenden die einzelnen Bezeichnungen der Tabellenspalten gekürzt angegeben.

Tabelle 8.

	1 Blattdicke	2 Palisaden-parenchym	3 Schwamm-parenchym	4 Mesophyll-quotient	5 Epidermiszellen der Oberseite	6 Epidermiszellen der Unterseite	7 Stomata	8 Nervatur
Blatt O (1, a)	97	32	30	1,07	802	1 650	168	8,7
Blatt O (1, b)	103	38	32	1,19	1 024	2 471	315	10,1
Blatt O (e)	194	113	43	2,63	1 567	4 125	800	17,2
Blatt A (e)	176	73	67	1,09	1 034	3 300	450	10,5

A. Licht- und Schattenblatt.

Die Blattgröße ist ziemlich konstant und in der Regel für das Schattenblatt etwas größer. Auffallender ist der Unterschied in der Asymmetrie der Blätter. Während beim Lichtblatt nach den Unter-

1) Über die Blattanatomie derselben s. a.:
C. de Candolle, l. c. pag. 443 ff.
Solereder, l. c. pag. 861 ff.
F. Priemer, Die anatomischen Verhältnisse der Laubblätter der Ulmaceen usw. Engl. bot Jahrb. 1893, Bd. XVII, pag. 420 ff.

suchungen Nordhausen's[1]) die Schiefblättrigkeit in hervorragendem Maße ausgebildet ist, ist sie beim Schattenblatt von einer viel geringeren Größenordnung.

Für das Lichtblatt (Fig. 34) erwies sich das Palisadenparenchym meist als zweischichtig, doch sind die langen, englumigen Zellen der äußeren Schicht oft quergeteilt, so daß sich dann drei Zellagen finden. Das Schwammparenchym besitzt keine bemerkenswerten besonderen Zellformen; die regellose Anordnung und Gestalt derselben machen es sehr lakunös. Der Mesophyllquotient ist ganz bedeutend größer als 1.

Die Epidermiszellen sind auf beiden Blattseiten nahezu vollständig ebenwandig. Ihre große Zahl auf der Unterseite ist durch das reichliche Auftreten der Stomata zu erklären. Eine sehr starke Ausbildung zeigt auch die Nervatur.

Das Schattenblatt (Fig. 35) ist dünner als das Sonnenblatt. Das Palisadenparenchym ist zweischichtig, doch sind die Zellen kürzer und weitlumiger. Das Schwammparenchym ist auf Kosten des Palisadenparenchyms stärker ausgebildet. Die Zellformen sind unregelmäßig, so daß sich weite Interzellularräume vorfinden. Der Mesophyllquotient ist bei der Ulme auch für das Schattenblatt, wenn auch nur um ein geringes, größer als 1.

Die Epidermiszellen sind etwas größer als beim Sonnenblatt; in den Zellformen sind aber kaum Unterschiede vorhanden. Dagegen ist die Anzahl der Spaltöffnungen nur 450 und die Länge der Nervatur 10,5 mm auf 1 qmm, so daß sich hier eine sehr große Differenz zeigt.

B. Primär- und Folgeblatt des Sonnensämlings.

Die Blätter des Sämlings sind sehr klein. Die Blattlänge des Primärblattes beträgt ungefähr $^1/_{10}$ von der eines Lichtblattes, die des fünften Folgeblattes des Sämlings ungefähr $^1/_4$. Schiefblättrigkeit ließ sich nicht konstatieren.

Die Dicke des Primärblattes ist sehr gering. Das Palisadenparenchym ist einschichtig (Fig. 36); die einzelnen Zellen besitzen Trichterform, so daß sich geräumige Interzellularen vorfinden. Auch das Schwammparenchym ist sehr lakunös; die Zellformen sind unregelmäßig. Der Mesophyllquotient ist etwas kleiner als beim Schattenblatt (1,07 zu 1,09).

---

1) Nordhausen, Unters. über Asymmetrie von Laubblättern höherer Pflanzen usw. Jahrb. f. wiss. Botanik 1902, Bd. XXXVII, pag. 17.

Die Epidermiszellen sind auf der Blattoberseite leicht, auf der Unterseite stärker gewellt; sie sind verhältnismäßig groß. Die Anzahl der Spaltöffnungen und die Länge der Nervatur sind relativ sehr klein.

Das Folgeblatt zeigt in der Blattdicke und in der Struktur des Mesophylls (Fig. 37) eine nur geringe Weiterentwicklung. Das Palisadenparenchym hat sich stärker entwickelt als das Schwammparenchym, so daß der Mesophyllquotient auf 1,19 gestiegen ist.

Größer ist die Änderung in den andern Blatteilen. Die Wellung der Epidermiszellwandungen ist zwar noch vorhanden, doch ist die Zellgröße herabgesetzt, d. h. die Zellanzahl gesteigert. Auch die Anzahl der Stomata ist erheblich gewachsen (von 168 auf 315), weniger dagegen die Länge der Nervatur (von 8,7 auf 10,1 mm).

Die Entwicklung setzt beim Folgeblatt nicht gleichmäßig ein. Während das Mesophyll nur geringfügige Modifikationen erleidet, erfahren die übrigen Blatteile eine stärkere Änderung. Aus diesen Gründen läßt sich über die Dauer der Entwicklung bis zum wohlausgebildeten Lichtblatt nichts Bestimmtes sagen. Jedenfalls erstreckt sie sich auch über eine ganze Reihe von Vegetationsperioden.

Es möge hier noch auf die merkwürdigen Größenunterschiede der Stomata bei den untersuchten vier Blattsorten hingewiesen werden. Zwar fand Weiß[1]) „an ein- und derselben Pflanze die Größe der Spaltöffnungen stets, oft sogar ganz außerordentlich verschieden.“ Selbst die Stomata desselben Blattes variierten ihre Größe oft in sehr bedeutender Weise. Für die Ulme fand ich nun einen Flächeninhalt von durchschnittlich 0,00038 qmm für die einzelne Spaltöffnung des Lichtblatts, 0,00057 für das Schattenblatt, 0,00060 für das Folgeblatt und 0,00067 für das Primärblatt. Die Stomata desselben Blattes waren annähernd gleich groß. Die von den Spaltöffnungen für das Quadratmillimeter bedeckte Blattfläche betrug für das Lichtblatt 0,30, das Schattenblatt 0,26, das Folgeblatt 0,19 und das Primärblatt 0,11 qmm. Diese Abstufung würde mit den übrigen Resultaten in Übereinstimmung stehen.

C. Primärblatt des Sonnensämlings und Schattenblatt des erwachsenen Baumes.

Der Vergleich zwischen dem Primärblatt des Sonnensämlings und dem Schattenblatt des erwachsenen Baumes läßt zunächst wenig Übereinstimmendes finden. Das letztere besitzt eine bedeutend größere

---

1) A. Weiß, Unters. üb. d. Zahlen- und Größenverhältnisse der Spaltöffnungen. Jahrb. f. wiss. Bot. 1865/66, Bd. IV, pag. 179.

Blattdicke, mithin auch stärker ausgebildetes Mesophyll, ferner erheblich mehr Stomata und demnach auch eine größere Anzahl Epidermiszellen auf der Blattunterseite. Die Unterschiede in der oberen Epidermis und der Länge der Nervatur sind geringer. Besonders wichtig aber ist die annähernde Gleichheit der beiderseitigen Mesophyllquotienten. In beiden Blättern ist also das Schwammparenchym im Verhältnis zum Palisadenparenchym gleich stark ausgebildet. Sieht man von dieser Übereinstimmung der Mesophyllquotienten ab, so wäre die Stellung des Primärblattes zum Schattenblatt ungefähr die eines Schattenblattes zum Lichtblatt. Da man nun die Schattenblattmerkmale in geringerer Blattdicke, schwächerer Ausbildung des Mesophylls, kleinerer Anzahl der Stomata und Länge der Nervatur und schließlich in der größeren Wellung der Epidermiszellwandungen sehen kann, so ergibt sich als Resultat:

Bei Ulmus campestris besitzt das Primärblatt des Sonnensämlings in verstärktem Maße die Schattenblattmerkmale des erwachsenen Baumes.

III. Betulaceen[1]).

4. Alnus glutinosa Gaertn.

Nach Solereder[2]) und Boubier[3]) besitzen die Blätter der Schwarzerle auf der Blattoberseite ein Hypoderm, während ihnen nach Wallicze k[4]) eine einschichtige Epidermis zukommen soll, deren Zellen zum Teil verschleimt sind. Ich fand nun, daß die Sonnenblätter an allen Stellen der Blattoberseite ein Hypoderm entwickeln. Dagegen besitzen die Schattenblätter keine ununterbrochene Schicht hypodermatischer Zellen; diese treten nur stellenweise auf und werden, wo sie fehlen, von Palisadenzellen abgelöst. An den Übergangsstellen (Fig. 38) führen die sonst chlorophyllosen, wasserhellen Hypodermzellen vereinzelte Chlorophyllkörner und gehen dann in zunächst niedrige Palisadenzellen über. Das Auftreten der hypodermatischen Schichten war anscheinend regellos. Stahl[5]) fand ähnliches bei den Blättern von Ficus elastica und Ilex aquifolium, doch konnte er für Ilex das Vorkommen des Hypoderms bei den Schatten-

1) Über die Blattanatomie s. a. C. de Candolle, l. c. pag. 443 ff.

2) Solereder, l. c. pag. 890.

3) Boubier, Recherches sur l'Anat. syst. etc., Malpighia, Vol. X, pag. 369. Genova 1896.

4) Walliczek, Membranschleime. Pringsh. Jahrb. 1893, Bd. XXV, pag. 236.

5) Sep.-Abdr., pag. 15.

blättern genauer lokalisieren: es erfolgte in der Nähe der stärkeren Rippen und des Blattrandes.

Bei den Blättern der Sämlinge fehlte ein Hypoderm vollständig. Dafür erreicht die Epidermis eine verhältnismäßig große Mächtigkeit, während sie bei den Blättern mit Hypoderm sehr dünn ist. Da das Auftreten des Hypoderms somit wahrscheinlich an ein bestimmtes Alter der Erle gebunden ist, wäre es möglich, daß Walliczek Blätter zu junger Pflanzen oder auch Schattenblätter an hypodermlosen Stellen untersucht hätte, wodurch das abweichende Resultat zu erklären wäre. Solereder verneint auch das Vorkommen verschleimter Epidermiszellen. Ich fand jedoch bei Schattenblättern, besonders an den Übergangsstellen vom Hypoderm zum Palisadengewebe, häufig verschleimte Zellen. Dagegen scheinen sie bei Sonnenblättern vollständig zu fehlen.

Tabelle 8a enthält die bei der anatomischen Untersuchung gefundenen Zahlen.

Tabelle 8a.

Blatt	1 Blattdicke	2 Palisaden-parenchym	3 Schwamm-parenchym	4 Mesophyll-quotient	5 Epidermiszellen der Oberseite	6 Epidermiszellen der Unterseite	7 Stomata	8 Nervatur
O (1,a)	139	52	52	1,00	1 944	2 551	364	4,9
O (1,b)	144	61	50	1,22	2 020	2 651	396	5,9
O (e)	177	83	45	1,84	3 038	4 738	608	8,1
A (1)	69	18	27	0,67	1 336	1 580	243	2,5
A (e)	146	56	58	0,96	2 795	3 888	425	3,6

A. Licht- und Schattenblatt.

Die Blattgröße ist ziemlich variabel; bemerkenswerte Unterschiede zwischen Licht- und Schattenblatt ließen sich nicht konstatieren.

Das Sonnenblatt besitzt ein dreischichtiges Palisadenparenchym (Fig. 39); die innerste, dritte Schicht ist lakunöser als die beiden andern, ihre Zellen funktionieren hauptsächlich als Sammelzellen. Das Schwammparenchym besitzt annähernd isodiametrische Zellen, die der Epidermis anliegenden sind oft palisadenähnlich. Es ist erheblich dünner als das Palisadengewebe, so daß der Mesophyllquotient beträchtlich größer als 1 wird. Der oberen nicht verschleimten Epidermis liegt auf dem ganzen Blatte ein Hypoderm an.

Die Epidermis der Oberseite ist dünner als die der Unterseite. Die Zellen sind fast ebenwandig. Es fanden sich 1337 Hypodermzellen auf 1 qmm.

Das Schattenblatt besitzt, wie oben hervorgehoben, nur teilweise ein Hypoderm. Das Palisadenparenchym ist zweischichtig (Fig. 40), doch liegen in der inneren Schicht die Zellen nicht so eng wie in der äußeren, so daß sich sehr weite Interzellularen finden. Diese innere Schicht besteht aus trichterförmigen Sammelzellen. Im Schwammparenchym finden sich teilweise Sternzellen, aber auch solche, die senkrecht zur Blattspreite ihre größte Ausdehnung haben. Der Mesophyllquotient ist wieder etwas kleiner als 1.

Die Epidermisschichten gleichen denen des Sonnenblattes; die Zellen sind nur etwas größer. Dasselbe gilt von den Hypodermzellen, von denen nur 1215 auf 1 qmm kommen. Die Anzahl der Stomata ist etwas, die Länge der Nervatur aber ist ganz beträchtlich geringer als beim Sonnenblatt.

B. Primärblätter der Sämlinge.

Die Blätter der Sämlinge sind etwas kleiner als die des erwachsenen Baumes. Die Gestalt der Blattspreite ist, von geringen Unterschieden abgesehen, dieselbe.

Das Primärblatt des Sonnensämlings hat, ebenso wie das Schattenblatt, ein zweischichtiges Palisadenparenchym (Fig. 41); die Zellen der zweiten Lage sind aber palisadenähnlicher. Die Zellen der oberen Lage sind sehr weitlumig. Das Schwammparenchym besitzt unregelmäßige Zellformen und ist sehr lakunös. Der Mesophyllquotient ist gleich 1. Ein Hypoderm fehlt vollständig; dafür ist die Epidermis der Blattoberseite dicker als bei den Blättern der erwachsenen Bäume.

Die Wandungen der Epidermiszellen sind schwach gewellt. Die Zellen sind größer als beim Schattenblatt.

Das Primärblatt des Schattensämlings zeigte sich sehr wenig entwickelt. Ein Hypoderm fehlt ebenfalls völlig. Die Blattdicke ist sehr gering. Das einschichtige Palisadenparenchym (Fig. 42) besteht aus sehr weiten Trichterzellen, deren Länge ihre Breite nur wenig übertrifft. Das Schwammparenchym ist sehr lakunös und besitzt unregelmäßige Zellformen. Der Mesophyllquotient ist erheblich kleiner als 1. Die Ausdehnung der Interzellularen im Mesophyll ist verhältnismäßig sehr groß.

Die Epidermiszellen sind recht groß und etwas stärker gewelltwandig. Die Anzahl der Stomata und die Länge der Nervatur sind gering.

Die Primärblätter des Licht- und Schattensämlings der Schwarzerle verhalten sich in allen Blatteilen zu einander so wie Licht- und Schattenblatt einer erwachsenen Pflanze; doch ist nicht zu vergessen, daß der Abstand zwischen Lichtblatt des erwachsenen Baumes und Primärblatt des Sonnensämlings ein gleicher ist.

C. Folgeblatt des Sonnensämlings.

Das Folgeblatt des Sonnensämlings zeigt die einsetzende Entwicklung zum Lichtblatt. Die eingetretenen Modifikationen erstrecken sich auf alle Blatteile, sind aber nicht allzu erheblich. Von der Anlage einer dritten Palisadenschicht läßt sich noch nichts konstatieren (Fig. 43). Stärkere Zunahme zeigt nur der Mesophyllquotient. Das Hypoderm fehlt noch immer vollständig. Die Wellung der Epidermiszellwandungen geht etwas zurück.

Die abweichende Form der Primärblätter macht auch bei Alnus glutinosa eine Entwicklung notwendig, die sich voraussichtlich über mehrere Jahre erstrecken muß, wie die nur geringe Weiterentwicklung eines Folgeblattes des Sonnensämlings vermuten läßt.

D. Primärblatt des Sonnensämlings und Schattenblatt des erwachsenen Baumes.

Die Übereinstimmung beider Blattsorten in bezug auf das Mesophyll ist eine weitgehende. Die Blattdicke ist nur um 7 μ verschieden, die sich nicht ganz gleichmäßig auf die beiden Mesophyllschichten verteilen, so daß der Mesophyllquotient des Schattenblattes um 0,04 kleiner als der des Primärblattes ist. In der Ausbildung der Epidermisschichten steht das Schattenblatt dem Sonnenblatt näher als das Primärblatt. Dagegen ist das Verhältnis für die Nervatur umgekehrt, der vorhandene Unterschied jedoch gering. Die Verwandtschaft in den beiden Blattsorten zeigt sich ferner in dem teilweisen Fehlen des Hypoderms beim Schattenblatt. Als Ergebnis des Vergleichs findet sich demnach folgendes:

Bei Alnus glutinosa besitzt das Primärblatt des Sonnensämlings die Schattenblattmerkmale des erwachsenen Baumes.

5. Carpinus betulus L.

Es gelangte auch hier das Primärblatt des Schattensämlings zur Untersuchung.

Die Größenunterschiede bei den Blättern erwachsener Bäume sind gering. Die Sämlingsblätter sind bedeutend kleiner.

Tabelle 9.

Blatt	1 Blattdicke	2 Palisaden-parenchym	3 Schwamm-parenchym	4 Mesophyll-quotient	5 Epidermis der Blattoberseite	6 Epidermis der Blattunterseite	7 Stomata	8 Nervatur
O (1,a)	129	45	48	0,94	425	1 093	146	5,3
O (1,b)	133	54	52	1,04	510	1 130	155	6,2
O (e)	183	97	41	2,37	1 336	2 430	365	9,8
A (1)	81	26	28	0,93	365	729	122	4,7
A (e)	93	26	38	0,69	456	1 580	170	6,9

Tabelle 9 enthält die sämtlichen für Carpinus betulus gefundenen Zahlen.

A. Licht- und Schattenblatt.

Das Lichtblatt ist nahezu doppelt so dick als das Schattenblatt. Sein Palisadenparenchym ist zweischichtig (Fig. 44). Die äußere Schicht hat lange, englumige Zellen, die dicht aneinander liegen, die innere dagegen kürzere, weitlumige, die geringe Interzellularen einschließen. Das Schwammparenchym ist ebenfalls meist zweischichtig, die der Epidermis angrenzenden Zellen sind oft palisadenähnlich (s. auch Fig. 49). Der Mesophyllquotient ist ganz erheblich größer als 1.

Die Epidermiszellen auf der Blattoberseite sind glattrandig und verhältnismäßig groß; auf der Unterseite sind sie leicht gewellt und kleiner.

Das Schattenblatt hat nur ein einschichtiges Palisadenparenchym (Fig. 45), dessen Zellen trichterförmig sind und größere Interzellularen einschließen. In dem meist dreischichtigen Schwammparenchym überwiegen die flachen Sternzellen (Fig. 50). Der Mesophyllquotient ist kleiner als 1.

Die Epidermiszellen sind auf beiden Blattseiten stärker gewellt und größer als beim Sonnenblatt. Die Anzahl der Stomata und die Länge der Nervatur bleiben hinter denen des Sonnenblattes zurück.

B. Primärblätter der Sämlinge.

Das Primärblatt des Sonnensämlings besitzt ein einschichtiges Palisadenparenchym (Fig. 46); die Zellen desselben ähneln in der Gestalt denen des Schattenblattes wenig; sie sind größer. Das Schwamm-

parenchym besitzt unregelmäßige Zellformen (Fig. 52), deren größte Ausdehnung in der Regel parallel der Blattoberfläche ist; es ist meist dreischichtig. Die an das Palisadengewebe stoßenden Zellen nähern sich einer isodiametrischen Form. Der Mesophyllquotient ist nur wenig kleiner als 1.

Die Epidermiszellen sind groß und gewelltwandig. Die Stomata sind wenig zahlreich, die Nervatur ist gering entwickelt.

Das Primärblatt des Schattensämlings zeichnet sich durch sein sehr wenig entwickeltes Mesophyll aus (Fig. 47). Das einschichtige Palisadenparenchym besteht aus weitlumigen Trichterzellen, das zweischichtige Schwammparenchym aus flachen Sternzellen (Fig. 51). Der Mesophyllquotient ist relativ groß.

Die Epidermiszellen sind von einer außerordentlichen Größe und sehr stark verzahnt. Die Zahlen für die Spaltöffnungen und die Nervatur bleiben noch hinter denen für das Blatt O(1, a) zurück.

Größere Unterschiede zwischen den Primärblättern der beiden Sämlinge finden sich nur in den Dickenverhältnissen der ganzen Blätter und ihrer Mesophyllschichten. Das Blatt O(1, a) zeigt hier stärkere Ausbildung. Die Mesophyllquotienten sind aber fast gleich. Ebenso lassen Form und Größe der Epidermiszellen, Anzahl der Spaltöffnungen und Länge der Nervatur keine allzu erheblichen Verschiedenheiten hervortreten.

C. Folgeblatt des Sonnensämlings.

Das Folgeblatt übertrifft an Größe das Primärblatt, bleibt aber hinter der des Sonnenblattes noch beträchtlich zurück.

Die anatomischen Teile des Blattes lassen sämtlich die Entwicklung zum Lichtblatt erkennen. Die Blattdicke ist etwas gewachsen. Die Zellen des Palisadenparenchyms (Fig. 48) sind länger und englumiger, die vorhandenen Interzellularen bedeutend geringer geworden. Am interessantesten ist die Entwicklung der an die Palisadenzellen grenzenden Zellen des Schwammparenchyms. Diese sind zwar auch annähernd isodiametrisch, doch besitzen sie schon oft ihre größere Ausdehnung senkrecht zur Blattspreite, damit andeutend, daß sie später zu Palisadenzellen umgewandelt werden sollen. Carpinus betulus zeigt also ein ähnliches Verhalten wie Fagus silvatica. Auch die andern Zellen des Schwammparenchyms haben an Flächenausdehnung verloren (Fig. 53). Der Mesophyllquotient ist etwas größer als 1 geworden.

Die Epidermiszellen unterscheiden sich in ihrer Form nicht von denen des Primärblattes, sie sind nur etwas kleiner geworden. Die

Anzahl der Stomata und die Länge der Nervatur sind vermehrt worden.

Das Folgeblatt des Sonnensämlings zeigt in allen Teilen eine gleichmäßige Entwicklung zum Lichtblatt des erwachsenen Baumes. Ihre Dauer dürfte eine ähnlich lange Zeit beanspruchen wie bei Fagus silvatica.

D. Primärblatt des Sonnensämlings und Schattenblatt des erwachsenen Baumes.

Die vorhandenen Unterschiede sind zum Teil beträchtlicher, zum Teil geringer. Beträchtlicher sind sie für das Mesophyll, insbesondere für die Palisadenzellen, wo das Primärblatt des Sonnensämlings die bessere Entwicklung besitzt, geringer für die übrigen Blatteile, wo das Schattenblatt weiter entwickelt ist. Das beiden Blattsorten gemeinsame Fehlen der dem normalen Sonnenblatt zukommenden zweiten Palisadenschicht ist ein wichtiges Zeichen für ihre Verwandtschaft. Zieht man ferner in Erwägung, daß die für das Lichtblatt des erwachsenen Baumes gefundenen Zahlen so erheblich größer sind als die entsprechenden der Blätter O(1, a) und A(e), so läßt sich als Resultat angeben:

Das Primärblatt des Sonnensämlings von Carpinus betulus besitzt, abgesehen von der besseren Entwicklung des Palisadengewebes und der größeren Dicke des Mesophylls, die charakteristischen Schattenblattmerkmale des erwachsenen Baumes.

IV. Aceraceen[1]).

6. Acer pseudoplatanus L.

Die Blattgröße ist für belichtete und beschattete Blätter annähernd die gleiche. Bei den Sämlingen ist sie bedeutend geringer.

Da die Blätter von Acer pseudoplatanus auf der Unterseite eine papillöse Epidermis besitzen, ist es nicht möglich, die Zellen selbst genau zu zählen oder zu zeichnen, da die darüber liegenden Papillen die Umrisse der Zellwandungen verdecken. In der Tabelle 10 bleibt daher die Spalte 6 leer.

A. Licht- und Schattenblatt.

Das Lichtblatt zeichnet sich durch seine außerordentlich langen, englumigen Palisadenzellen aus, die zuweilen quergeteilt sind (Fig. 54). Die angrenzende Zellage des Schwammparenchyms besteht im allge-

1) Solereder, l. c. pag. 270 u. 271.

Tabelle 10.

Blatt	1 Blattdicke	2 Palisaden-parenchym	3 Schwamm-parenchym	4 Mesophyll-quotient	5 Epidermiszellen auf der Blattoberseite	6 Epidermiszellen auf der Blattunterseite	7 Spalt-öffnungen	8 Nervatur
O (1,a)	164	59	67	0,88	788		200	4,3
O (1,b)	172	75	44	1,70	1 216		486	5,1
O (e)	178	95	42	2,26	1 500		860	7,8
A (1)	101	28	42	0,67	750		180	3,9
A (e)	97	31	35	0,89	825		215	5,6

meinen aus Sternzellen; die übrigen Zellen sind ohne charakteristische Gestalt. Das Zellgefüge ist locker. Der Mesophyllquotient ist erheblich größer als 1.

Die Epidermiszellen der Blattoberseite sind leicht gewellt.

Das Schattenblatt ist viel dünner als das Lichtblatt und erweist sich in allen Teilen geringer entwickelt. Das Palisadenparenchym zeigt wohlausgebildete Trichterzellen, deren Form das Vorhandensein geräumiger Interzellularen bedingt (Fig. 55). Das Schwammparenchym besitzt sehr ausgedehnte Sternzellen, die in drei Schichten übereinander liegen. Der Mesophyllquotient ist etwas kleiner als 1.

Die Epidermiszellen sind größer als beim Lichtblatt, ihre Wandungen stärker gewellt. Die Anzahl der Stomata beträgt nur ¼ von der des Sonnenblattes; ebenso ist die Länge der Nervatur geringer.

B. Primärblätter der Sämlinge.

Das Primärblatt des Sonnensämlings erreicht eine Dicke von 164 μ, die also der des erwachsenen Lichtblattes wenig nachsteht. Dagegen ist das Verhältnis von Palisaden- zu Schwammparenchym ein ganz anderes, so daß sich das Blatt O(1, a) vom Blatte O(e) durch seinen kleinen Mesophyllquotienten ganz wesentlich unterscheidet. Die Palisadenzellen (Fig. 57) sind kurz und relativ weitlumig. Die Sternzellen des mit reichlichen Interzellularen versehenen Schwammparenchyms sind sogar voluminöser als beim Schattenblatt. Besonders bemerkenswert ist die außerordentliche Dicke der oberseitigen Blattepidermis, die die des Sonnenblattes des erwachsenen Baumes um ein mehrfaches übertrifft.

Die Epidermiszellen sind ungefähr so groß wie beim Schattenblatt, die Seitenwandungen aber etwas weniger gewellt. Die Anzahl der Stomata und die Länge der Nervatur sind geringer.

Das Primärblatt des Schattensämlings besitzt ein sehr wenig entwickeltes Palisadenparenchym (Fig. 56); die Zellen desselben sind schwach trichterförmig und sehr dick. Dagegen ist das Schwammparenchym sehr stark ausgebildet und übertrifft an Dicke die gleiche des Schattenblattes. Es besteht aus einer dreifachen Lage von Sternzellen. Die geringe Dicke desPalisadenparenchyms läßt Blattdicke und Mesophyllquotienten kleiner werden.

Die Seitenwandungen der Epidermiszellen sind wieder stärker gewellt.

Die Unterschiede in den Primärblättern der Sämlinge sind also hinsichtlich der Gestalt und Anzahl der Epidermiszellen, der Anzahl der Stomata und der Länge der Nervatur geringer, beträchtlicher aber tür die Blattdicken und die Struktur des Mesophylls. Hier zeigte sich das Blatt O(1, a) bedeutend besser entwickelt. — Doch ist zu beachten, daß bei beiden Blättern die Mesophyllquotienten kleiner als 1 sind, d. h. das Schwammparenchym dicker ist als das Palisadenparenchym, während beim ausgebildeten Lichtblatt des erwachsenen Baumes die Dicke des Palisadenparenchyms das Doppelte von der des Schwammparenchyms beträgt.

C. Folgeblatt des Sonnensämlings.

Das Folgeblatt des Sonnensämlings zeigte sich außerordentlich stark weiter entwickelt. Die Blattdicke steigt von 164 auf 172 μ. Das Palisadengewebe ist sprunghaft gewachsen, während das Schwammparenchym und die Epidermis der Oberseite dünner geworden sind. Die Dicke der letzteren nimmt ungefähr um $^1/_3$ ab. Die Palisadenzellen sind noch nicht so englumig wie beim Sonnenblatt (Fig. 58), die Zellformen des Schwammparenchyms sind fast völlig übereinstimmend. Die beträchtliche Längenzunahme der Palisadenzellen und das gleichzeitige Dünnerwerden des Schwammparenchyms lassen den Mesophyllquotienten auf 1,70 anschwellen.

Ebenso kräftig zeigt sich die Entwicklung in der Anzahl der Epidermiszellen, der Stomata und der Länge der Nervatur. Die Wellung der Epidermiszellwandungen ist fast völlig verschwunden.

Die beim Folgeblatt des Sonnensämlings einsetzende Entwicklung ist so erheblich, daß sie viel eher abgeschlossen sein dürfte als bei den bisher betrachteten Bäumen.

D. Primärblatt des Sonnensämlings und Schattenblatt des erwachsenen Baumes.

Der Vergleich der Blätter O(1, a) und A(e) läßt zunächst einen ganz erheblichen Unterschied erkennen: Die Dicke des Blattes O(1, a) übertrifft die des Blattes A(e) um 67 μ; sie bleibt damit nur um 14 μ hinter der des Blattes O(e) zurück. Die größere Blattdicke bedingt naturgemäß auch eine größere Dicke der Mesophyllschichten. Erheblicher ist auch der Unterschied in der Form der Palisadenzellen, die beim Blatt O (1, a) denen das normalen Sonnenblattes recht ähnlich sind. Die Unterschiede in den anderen Blatteilen sind geringfügiger. Das Wichtigste aber ist die Gleichheit der beiderseitigen Mesophyllquotienten, d. h. bei beiden Blättern stehen Palisaden- und Schwammparenchym im gleichen Verhältnis zueinander: das Schwammparenchym ist dicker als das Palisadenparenchym. Hierin zeigt sich, auch abgesehen von der Übereinstimmung in den anderen Blatteilen, deutlich die Verwandtschaft der Blätter O(1, a) und A(e). Der einzig vorhandene wesentliche Unterschied ist der in der Blattdicke und der Gestalt der Palisadenzellen. Demnach läßt sich für Acer pseudoplatanus das für die anderen Bäume gefundene Resultat nur in etwas eingeschränktem Maße aussprechen:

Abgesehen von der größeren Blattdicke und der abweichenden Form der Palisadenzellen besitzt bei Acer pseudoplatanus das Primärblatt des Sonnensämlings die Schattenblattmerkmale des erwachsenen Baumes.

V. Oleaceen[1]).

7. Fraxinus excelsior L.

Ein Schattensämling gelangte nicht zur Untersuchung. Tabelle 11 enthält die gefundenen Zahlen.

A. Licht- und Schattenblatt.

Da die Esche Fiederblätter besitzt, soll im Folgenden unter dem Ausdruck Blatt immer nur ein Fiederblättchen, und zwar das endständige, verstanden werden. Die Blättchen des Sonnenblattes sind kürzer und breiter als die des Schattenblattes.

Das Palisadenparenchym des Sonnenblattes ist zweischichtig (Fig. 59). Die Zellen des Schwammparenchyms sind meist in der Rich-

1) Solereder, l. c. pag. 589 ff.

Vesque, Caractères des Gamopétales. Ann. d. sc. nat., sér. 7, T. I, pag. 268 ff. Paris 1885.

Tabelle 11.

Blatt	1 Blattdicke	2 Palisaden-parenchym	3 Schwamm-parenchym	4 Mesophyll-quotient	5 Epidermiszellen auf der Blattoberseite	6 Epidermiszellen auf der Blattunterseite	7 Spalt-öffnungen	8 Nervatur
O (1,a)	152	46	81	0,57	474	909	225	4,4
O (1,b)	196	67	100	0,67	911	1 349	328	7,3
O (e)	204	97	75	1,29	1 640	5 577	1 265	11,8
A (e)	176	75	71	1,06	1 458	1 616	478	9,3

tung der Palisadenzellen gestreckt; sie schließen weite Interzellularräume ein. Der Unterschied zwischen Palisaden- und Schwammparenchymzellen ist nicht allzu bedeutend; während die ersteren meist glattwandig sind, kommunizieren die letzteren durch zahlreiche Ausstülpungen ihrer Wandungen, wodurch sich die hauptsächlichste Abweichung von den Palisadenzellen ergibt.

Die Epidermiszellen der Blattoberseite (Fig. 64) zeigen leicht gewellte Wandungen. Die Anzahl der Stomata ist bei der Esche außerordentlich groß, 1265 auf 1 qmm. Dies ist auch der Grund für die starke Vermehrung der Epidermiszellen auf der Blattunterseite; die Wandungen derselben sind eben (Fig. 67).

Das Schattenblatt hat ein einschichtiges Palisadenparenchym (Fig. 60). Die Zellen sind ungefähr von doppeltem Dickendurchmesser als beim Lichtblatt. Die Zellen des Schwammparenchyms besitzen ihre größte Ausdehnung meist in der Richtung parallel der Spreite. Doch ist die Zellgestalt im allgemeinen unregelmäßig; ausgesprochene Sternzellen finden sich selten. Die Interzellularen sind groß.

Die Epidermiszellen sind auf beiden Blattseiten stärker verzahnt (Fig. 66 u. 69) als beim Sonnenblatt; ihre Anzahl ist, insbesondere auf der Unterseite, bedeutend geringer. Dasselbe gilt für die Anzahl der Spaltöffnungen und die Länge der Nervatur.

B. Primär- und Folgeblatt des Sonnensämlings.

Die Blätter des Sämlings weichen morphologisch bedeutend von denen des erwachsenen Baumes ab[1]). Das Primärblatt ist noch völlig

1) Genaueres bei C. Schäfer, Über die Verwendbarkeit des Laubblattes der heute lebenden Pflanze zu phylogenetischen Untersuchungen. Abhandl. aus dem Gebiet d. Naturwiss. des Naturwiss. Vereins zu Hamburg 1895, Bd. XIII, pag. 31.

ungeteilt, also kein Fiederblatt; die Größe der Spreite ist ungefähr $^2/_3$ von der eines besonnten Fiederblättchens des erwachsenen Baumes. Die nächsten Folgeblätter sind dann Fiederblätter; sie sind dreifiedrig, die Größe der Blättchen ist $^1/_3$ der normalen. Die letzten Folgeblätter des Sämlings werden fünffiedrig; die Blattgröße wächst bis auf $^1/_2$ der normalen. Dem Blatte der erwachsenen Pflanze kommen in der Regel 9—13 Fiederblättchen zu.

Das Primärblatt besitzt ein einschichtiges Palisadenparenchym (Fig. 70). Nach der Figur zwar erscheint es so, als ob noch eine zweite Schicht von Palisadenzellen vorhanden wäre. Da nun aber diese etwas weitlumigeren Zellen durch zahlreiche Ausstülpungen ihrer Zellwandungen kommunizieren, denen an diesen Stellen die Chlorophyllkörner fehlen, so erscheinen sie in gewisser Weise den Schwammparenchymzellen des Lichtblattes ähnlich und dürften daher ihrer Hauptfunktion nach mit Recht zum Zuleitungsgewebe zu rechnen sein. Die übrigen Zellen des Schwammparenchyms sind von regelloser Gestalt.

Die Epidermiszellen (Fig. 65 u. 68) sind auf beiden Blattseiten stark gewelltwandig und außerordentlich groß; die Zellanzahl wird daher sehr klein. Die Stomata sind wenig zahlreich, und auch die Länge der Nervatur ist gering.

Ganz auffallend ist die erhebliche Größe der einzelnen Spaltöffnungen des Primärblattes gegenüber denen der erwachsenen Blätter. Es ergab sich die Größe der Stomata beim Blatt $O_{(e)}$ zu 0,00015 qmm, beim Blatt $A_{(e)}$ zu 0,00028 und beim Blatt $O_{(1,\,a)}$ zu 0,00075 qmm. Die Spaltöffnung des Primärblattes ist also durchschnittlich fünfmal so groß als die des Lichtblattes; dafür besitzt letzteres ungefähr das $5^1/_2$fache an Spaltöffnungen, so daß sich auf diese Weise in gewisser Beziehung ein Ausgleich ergibt. Die von den Spaltöffnungen für das Quadratmillimeter bedeckte Blattfläche betrug nämlich beim Lichtblatt 0,19, beim Schattenblatt 0,13 und beim Primärblatt des Sonnensämlings 0,16 qmm.

Das untersuchte Folgeblatt war das Endblättchen des letzten fünffiedrigen Blattes des Sämlings. Das Palisadenparenchym ist einschichtig; die Zellen sind voluminöser als beim Lichtblatt (Fig. 61). Von der angrenzenden Zellage des Schwammparenchyms ist dasselbe zu sagen wie beim Primärblatt, nur sind hier die Verbindungsstellen der Zellen zahlreicher und schärfer ausgeprägt, so daß die Ähnlichkeit mit der zweiten Palisadenzellschicht des Lichtblattes völlig verloren gegangen ist.

Die Epidermiszellen (Fig. 62 u. 63) sind zwar noch gewelltwandig, aber doch erheblich kleiner als beim Primärblatt. Die Anzahl der Spalt-

öffnungen ist verhältnismäßig wenig vermehrt, stärker aber die Länge der Blattaderung.

Die beim Folgeblatt einsetzende Entwicklung ist ziemlich beträchtlich, abgesehen von der zu geringen Vermehrung der Spaltöffnungen; sie dürfte sich aber auch über eine ganze Reihe von Vegetationsperioden erstrecken.

C. Primärblatt des Sonnensämlings und Schattenblatt des erwachsenen Baumes.

Hinsichtlich der Blattdicke, der Ausbildung der Epidermiszellen, der Anzahl der Stomata und der Länge der Blattnervatur zeigte sich das Primärblatt des Sonnensämlings schlechter entwickelt als das Schattenblatt; es besitzt in allen diesen Blatteilen die Schattenblattmerkmale in verstärktem Maße. Im Mesophyll jedoch läßt das Primärblatt durch die Anlage der palisadenähnlichen Schicht im Schwammparenchym unschwer seine spätere Bestimmung zum Sonnenblatt erkennen. Da nun aber zweifelsohne, wie insbesondere die Untersuchung des Folgeblattes lehrte, die Hauptfunktion dieser Schicht zunächst die Stoffleitung ist und da ferner die übrigen Zellformen des Schwammparenchyms denen des Schattenblattes durchaus ähnlich sind, ist dieser Unterschied nicht als so erheblich anzusehen, um nicht wie für die anderen Pflanzen das Resultat auszusprechen:

Bei Fraxinus excelsior besitzt das Primärblatt des Sonnensämlings die Schattenblattmerkmale des erwachsenen Baumes.

VI. Tiliaceen[1]).

8. Tilia platyphyllos Scop.

Die Größe der Blattspreite ist für Licht- und Schattenblatt dieselbe. Das Primärblatt des Sonnensämlings ist $\frac{1}{4}$, das Folgeblatt ungefähr $\frac{1}{2}$ so groß wie das normale Blatt.

Tabelle 12 enthält die für die Linde gefundenen Zahlen. Ein Schattensämling wurde nicht untersucht.

A. Licht- und Schattenblatt.

Das Mesophyll des Lichtblattes läßt sich nicht in Palisaden- und Schwammparenchym zergliedern (Fig. 72). Vielmehr schließt

---

1) Solereder, l. c. pag. 177 ff.

A. Dumont, Recherches sur l'Anat. comp. des Malvacées, Bombacées, Tiliacées, Sterculiacées. Ann. d. sc. nat., sér. 7, T. I, pag. 185 u. 186. Paris 1885.

Tabelle 12.

Blatt	1 Blattdicke	2 Palisaden-parenchym	3 Schwamm-parenchym	4 Mesophyll-quotient	5 Epidermiszellen auf der Blattoberseite	6 Epidermiszellen auf der Blattunterseite	7 Spalt-öffnungen	8 Nervatur
O (1,a)	107	43	34	1,27	984	1 640	265	7,2
O (1,b)	131	87	—	—	1 458	2 924	534	11,8
O (e)	141	109	—	—	2 797	3 838	759	12,1
A (e)	72	26	24	1,08	1 155	2 626	450	8,4

sich an eine obere Schicht längerer englumiger Zellen eine meist dreifache Lage kürzerer, etwas weitlumiger Palisadenzellen, so daß alle Zellen des Mesophylls zu Palisadenzellen umgebildet sind. Nur selten stoßen diese Zellen nicht direkt an die untere Epidermis, sondern an eine dazwischen gelagerte Schicht flacher sternförmiger Zellen, die den letzten Rest eines Schwammparenchyms darstellen. Da das gesamte Mesophyll zu Palisadengewebe umgebildet ist, fehlen in der Tabelle 12 die Zahlen der Spalten 3 und 4.

Die Epidermis ist kleinzellig und glattwandig. Die Stomata sind zahlreich, die Nervatur ist stark entwickelt.

Das Mesophyll des Schattenblattes (Fig. 73) läßt sich deutlich in Palisaden- und Schwammparenchym gliedern. Die Zellen des ersteren sind kürzer und weitlumiger als beim Sonnenblatt. Das Schwammparenchym ist zweischichtig; die obere Schicht besteht aus trichterförmig erweiterten Sammelzellen, die untere der Epidermis anliegende aus flachen Sternzellen.

Die Wände der Epidermiszellen sind leicht gewellt, die Zellen größer als beim Lichtblatt. Spaltöffnungen und Nervatur sind ebenfalls geringer entwickelt.

B. Primär- und Folgeblatt des Sonnensämlings.

Das Mesophyll des Primärblattes gliedert sich ebenso wie beim Schattenblatt in die beiden gewöhnlichen Gewebeschichten (Fig. 74). Die Palisadenzellen sind aber etwas länger und weitlumiger. Das Schwammparenchym ist ebenfalls zweischichtig, doch sind die Sammelzellen gedrungener und nicht so breit, ferner haben die Zellen der zweiten Schicht an Flächenausdehnung verloren und nähern sich einer isodiametrischen Zellform. Die Gesamtdicke des Mesophylls ist im Verhältnis zur Blatt-

dicke gering. Dafür ist die Epidermis der Blattoberseite sehr dick; sie übertrifft hierin sogar die des Sonnenblattes und gibt dem Primärblatte des Sonnensämlings einen wirksamen Schutz gegen allzustarke Insolation.

Die Epidermiszellen sind groß und gewelltwandig. Die Anzahl der Stomata und die Länge der Blattaderung bleibt hinter der des Schattenblattes zurück.

Beim Folgeblatt des Sonnensämlings ist eine Gliederung des Mesophylls in Palisaden- und Schwammparenchym schon nicht mehr möglich (Fig. 75). An eine Lage etwas weitlumiger Palisadenzellen schließt sich eine zweifache Schicht kurzer, voluminöser Zellen, deren Hauptausdehnung aber stets dieselbe ist wie die der Palisadenzellen. Beim Folgeblatt ist also das gesamte Mesophyll wieder zu Palisadenparenchym umgebildet. Die Dicke der oberseitigen Epidermis ist noch die gleiche wie beim Primärblatt.

Die Form der Epidermiszellen unterscheidet sich von der des Sonnenblattes wenig; die Zellen sind noch etwas größer. Auch Stomata und Nervatur sind bedeutend weiter entwickelt.

Das Folgeblatt zeigt im Gegensatz zum Primärblatt des Sonnensämlings im Mesophyll deutlich die Verwandtschaft mit dem Lichtblatt des erwachsenen Baumes. Die Größe der Fortentwicklung des Folgeblattes ist ganz beträchtlich, immerhin wird ihre Vollendung auch mehrere Jahre beanspruchen.

Bei der Linde ist ebenfalls der schon wiederholt erwähnte Größenunterschied der Stomata vorhanden. Die Größe derselben beträgt beim Sämling das zwei- bis dreifache wie beim Sonnenblatt.

C. Primärblatt des Sonnensämlings und Schattenblatt des erwachsenen Baumes.

Vergleicht man die Blätter $O_{(1,,a)}$, $A_{(e)}$ und $O_{(e)}$ nach ihren Blattdicken, so steht das Blatt $O_{(1,\ a)}$ dem Blatte $O_{(e)}$ näher als dem Blatte $A_{(e)}$; vergleicht man aber die Dicken des Mesophylls, so erweist sich das Blatt $O_{(1,\ a)}$ bereits dem Blatte $A_{(e)}$ näher verwandt. Jedoch läßt erst die übereinstimmende charakteristische Gliederung des Mesophylls die Verwandtschaft des Primärblattes mit dem Schattenblatte deutlich erkennen. Da überdies die anderen Teile des Blattes $O_{(1,a)}$ sich bedeutend ungünstiger entwickelt zeigen als beim Schattenblatte, so ergibt sich als Resultat:

Bei Tilia platyphyllos besitzt das Primärblatt des Sonnensämlings die charakteristischen Schattenblattmerkmale des erwachsenen Baumes;

doch sind beim Primärblatt die Zellformen des Mesophylls schlanker und so palisadenähnlicher.

VII. Caprifoliaceen[1].

9. Sambucus nigra L.

Die Blätter des erwachsenen Strauches sind unpaarig gefiedert. Sie besitzen fünf bis sieben Blättchen. Das Primärblatt des Sonnensämlings ist dreifiedrig, die Blättchen erreichen $^1/_3$—$^1/_2$ der normalen Größe. Die Sämlinge erreichen im 1. Jahre ungefähr 1 m Höhe. Die zuletzt entstehenden Folgeblätter sind fünffiedrig. Sie beschatten gegen Ende des Sommers die Primärblätter völlig, doch findet deren hauptsächliche Entwicklung im vollen Sonnenlichte statt.

Untersucht wurden die Blättchen an der Spitze. Tabelle 13 enthält die ermittelten Zahlen.

Tabelle 13.

Blatt	1 Blattdicke	2 Palisaden-parenchym	3 Schwamm-parenchym	4 Mesophyll-quotient	5 Epidermiszellen auf der Oberseite	6 Epidermiszellen auf der Unterseite	7 Spalt-öffnungen	8 Nervatur
O (1,a)	103	24	50	0,48	140	280	77	3,7
O (1,b)	164	41	73	0,56	292	511	138	5,8
O (e)	180	50	85	0,59	400	662	165	6,1
A (e)	123	30	57	0,52	200	266	71	3,6

A. Licht- und Schattenblatt.

Das Palisadenparenchym des Lichtblattes ist einschichtig; doch besitzt Sambucus nigra nicht die gewöhnlichen zylindrischen Palisadenzellen, sondern wird charakterisiert durch das Auftreten der Armpalisadenzellen (Fig. 76)[1]. Die Faltungen der Zellhaut reichen tief in das Zellumen hinein. Die Zellen des Schwammparenchyms sind

1) Solereder, l. c. pag. 496.
Vesque, l. c. pag. 185 ff.
O. Loebel, Anatomie der Laubblätter usw. Pringsh. Jahrb. 1889, Bd. XX, pag. 53 ff.

1) G. Haberlandt, Vergleichende Anatomie des assimilatorischen Gewebesystems der Pflanzen. Jahrb. f. wiss. Bot. 1883, Bd. XIII, pag. 97 ff.

von unregelmäßiger Gestalt. Neben flachen Sternzellen kommen isodiametrische und auch palisadenförmige gestreckte Zellen vor. Die regellose Anordnung der Zellen bedingt ausgedehnte Interzellularräume. Der Mesophyllquotient wird zum ersten Male auch für das Lichtblatt kleiner als 1.

Die Epidermiszellen sind auf beiden Blattseiten groß, ihre Wandungen leicht gewellt. Stomata und Nervatur zeigen sich wenig entwickelt.

Das Schattenblatt hat ebenfalls einschichtiges Palisadenparenchym; jedoch besitzt es nicht mehr typische Armpalisadenzellen (Fig. 77). Die Palisadenzellen stellen eine Art von Mittelform zwischen Trichter- und Armpalisadenzellen dar. Sie sind an der Epidermis ungefähr zwei- bis dreimal so weit wie auf dem dem Schwammparenchym zugekehrten Ende. Auf der breiteren Seite bildet die Zellwand eine mehr oder weniger tiefe muldenförmige Einstülpung in das Zellinnere, die scharf hinter der kräftigen starken Faltung der Zellwand bei den normalen Armpalisadenzellen zurücksteht. Das Schwammparenchym ist meist vierschichtig; vorherrschende Zellformen sind die Sternzellen.

Die Ausbildung der übrigen Blatteile zeigt die gewöhnlichen Unterschiede gegen das Sonnenblatt. Die Epidermiszellen sind größer und stärker verzahnt, die Anzahl der Spaltöffnungen und die Länge der Nervatur kleiner.

B. Primär- und Folgeblatt des Sonnensämlings.

Das Mesophyll des Primärblattes (Fig. 71) zeigt weitgehendste Übereinstimmung mit dem des Schattenblattes, sowohl in den Formen der Zellen als auch in deren Anordnung.

Die Epidermiszellen sind sehr groß und besitzen stark gewellte Wandungen. Stomata und Nervatur sind ebenso entwickelt wie beim Schattenblatt.

Hervorzuheben ist wieder der Größenunterschied der Spaltöffnungen, deren Größe in der Reihenfolge Lichtblatt, Schattenblatt, Primärblatt des Sonnensämlings beträchtlich zunimmt.

Beim Folgeblatt des Sonnensämlings lassen die Zellen des Palisadenparenchyms die Umbildung zu normalen Armpalisadenzellen deutlich erkennen (Fig. 78). Doch ist die Einfaltung der Zellwand noch etwas geringer als beim Lichtblatt, wenn auch die äußeren Zellformen sehr ähnlich geworden sind. Im Schwammparenchym sind die flachen Sternzellen seltener geworden, die Zellformen nähern sich denen des Lichtblattes. Das Mesophyll des Folgeblattes läßt in allen Teilen eine sehr starke Entwicklung zum Lichtblatt der erwachsenen Pflanze erkennen.

In ähnlichem Maße sind auch die übrigen Blatteile fortgebildet. Die Epidermiszellen werden kleiner, die Stomata zahlreicher und die Blattaderung ausgedehnter.

Dem schnellen Wachstum des Sonnensämlings entsprechend zeigen die zuletzt gebildeten Blätter in allen Teilen eine sehr bedeutende Entwicklung zum Lichtblatt der erwachsenen Pflanze. Sie wird daher wahrscheinlich in viel kürzerer Zeit beendet sein als bei den bisher betrachteten Pflanzen, eine Erscheinung, die bei dem strauchartigen Charakter des Hollunders erklärlich sein dürfte.

C. Primärblatt des Sonnensämlings und Schattenblatt des erwachsenen Strauches.

Die Übereinstimmung der Blätter O(1,a) und A(e) ist in allen Blattteilen eine nahezu vollkommene. Das Blatt O(1, a) ist nur um ein geringes dünner und besitzt auf der Blattoberseite eine etwas schlechter entwickelte Epidermis. Als Resultat ergibt sich demnach:

Das Primärblatt des Sonnensämlings von Sambucus nigra zeigt in hervorragendem Maße die Ausbildung der charakteristischen Schattenblattmerkmale des erwachsenen Strauches.

VIII. Cornaceen [1]).

10. Cornus mas L.

Das Sonnenblatt ist etwas kleiner als das Schattenblatt. Das Primärblatt des Sonnensämlings erreicht ungefähr ½, das Folgeblatt ⁴/₅ der Größe eines normalen Sonnenblattes.

Tabelle 14.

Blatt	1 Blattdicke	2 Palisaden-parenchym	3 Schwamm-parenchym	4 Mesophyll-quotient	5 Epidermiszellen auf der Oberseite	6 Epidermiszellen auf der Unterseite	7 Stomata	8 Nervatur
O (1,a)	127	35	47	0,75	693	1 750	177	7,3
O (1,b)	190	63	71	0,89	730	1 884	202	7,9
O (e)	246	103	87	1,18	1 239	2 371	364	11,4
A (e)	101	24	45	0,55	656	1 677	162	7,9

Tabelle 14 enthält die für Cornus mas ermittelten Zahlenwerte.

1) Sertorius, Anatomie der Cornaceen. Bulletin de l'Herbier Boissier, T. I, pag. 469 ff. Genève 1893.

A. Licht- und Schattenblatt.

Das Lichtblatt ist sehr dick. Sein Palisadenparenchym ist einschichtig (Fig. 79), die Zellen sind groß und haben an allen Stellen gleichen Durchmesser; sie sind mitunter quergeteilt. Die Zellformen des Schwammparenchyms sind unregelmäßiger. Die Zellen sind voluminös und haben in der Regel ihre größte Ausdehnung parallel der Blattspreite. Die Interzellularen sind recht groß.

Die Epidermiszellen sind auf beiden Blattseiten nahezu ebenwandig.

Das Schattenblatt zeigt außerordentliche Abweichungen von der anatomischen Struktur des Lichtblattes. Es ist zunächst um mehr als die Hälfte dünner; ferner ist das Verhältnis von Palisaden- zu Schwammparenchym ein ganz anderes. Die merkwürdigste Abweichung aber findet sich in der Gestalt der Palisadenzellen (Fig. 80). Diese besitzen die gleiche Form wie die Palisadenzellen von Sambucus nigra (s. pag. 265), d. h. sind mehr oder weniger trichterförmig und haben eine flache, muldenförmige Vertiefung auf der an die Epidermis stoßenden Seite. Waren bei Sambucus diese Zellen gewissermaßen als Abschwächungen der Armpalisadenzellen des Lichtblattes anzusehen, so ist diese Erklärung bei Cornus mas nicht möglich, da hier das Lichtblatt keine Armpalisadenzellen, sondern ganz gewöhnliche zylindrische Palisadenzellen aufweist.

In den anderen Blatteilen zeigen sich die gewöhnlichen Unterschiede. Die Epidermiszellen sind größer und auch stärker gewellt; Stomata und Nervatur sind geringer entwickelt.

B. Primär- und Folgeblatt des Sonnensämlings.

Das Palisadenparenchym des Primärblattes ist einschichtig (Fig. 81). Die Zellen desselben sind von sehr bemerkenswerter Gestalt: es sind Armpalisadenzellen von ziemlich unregelmäßiger Form. Die Faltung des „Armes“ reicht nur selten bis zur Zellmitte hinab, sondern ist meist flacher. Die unregelmäßigen Zellformen bedingen reichliche Interzellularen; das gleiche gilt für das Schwammparenchym.

Epidermiszellen, Stomata und Nervatur befinden sich auf gleicher Entwicklungsstufe mit dem Schattenblatt.

Die Armpalisadenzellen des Primärblattes sind im Lichtblatt des erwachsenen Strauches zu gewöhnlichen Palisadenzellen umgebildet. Die Palisadenzellen des Folgeblattes werden also eine Zwischenstufe darstellen (Fig. 82). Die Zellen haben sich fast um das Doppelte gestreckt und sind schmäler geworden, besonders im unteren Teile. Die Faltung der Zellwand ist zwar schärfer, aber sie reicht höchstens noch bis $^1/_3$ in das Zellinnere hinein. Die Entwicklung zur normalen

Palisadenzelle ist augenscheinlich. Die Zellen des Schwammparenchyms sind bedeutend größer und denen des Sonnenblattes ähnlicher.

Die Wellung der Epidermiszellwandungen ist geringer geworden; die Anzahl der Spaltöffnungen und die Länge der Nervatur sind vermehrt, das gleiche gilt auch von der Anzahl der Epidermiszellen.

Die beim Folgeblatt des Sonnensämlings einsetzende Entwicklung zum Lichtblatt des erwachsenen Strauches ist recht beträchtlich, so daß sie in ähnlich kurzer Zeit beendet sein dürfte wie bei Sambucus nigra.

C. Primärblatt des Sonnensämlings und Schattenblatt des erwachsenen Strauches.

Die Übereinstimmung beider Blattsorten hinsichtlich der Epidermiszellen, der Spaltöffnungen und der Blattaderung ist eine völlige. Auch die etwas bessere Entwicklung des Blattes O(1, a) im Mesophyll darf mit Rücksicht auf die viel größeren Zahlen des Sonnenblattes als durchaus geringfügig angesehen werden. Charakteristisch aber für die Verwandtschaft der Blätter O(1, a) und A(e) ist die beiden gemeinsame Form der Palisadenzellen, die von der des Lichtblattes grundverschieden ist, eine Erscheinung, auf die noch zurückzukommen ist. Der Vergleich gibt als Resultat:

Bei Cornus mas besitzt das Primärblatt des Sonnensämlings die Schattenblattmerkmale der erwachsenen Pflanze.

IX. Berberidaceen [1]).

11. Berberis vulgaris L.

Die Sämlingsblätter der Berberitze sind nicht nur der Größe, sondern auch der Form nach von den Blättern der erwachsenen Pflanzen verschieden. Insbesondere sind die Erstlingsblätter viel länger gestielt. Aber auch bei den Blättern der erwachsenen Pflanze ist die Länge der Blattstiele verschieden; der des Schattenblattes ist ungefähr doppelt so lang als der des Lichtblattes. Im Verhältnis zur Blattgröße wäre der Blattstiel des Primärblattes eines Sonnensämlings ungefähr viermal, der des Folgeblattes dreimal so lang als der des Lichtblattes, so daß das Schattenblatt eine Zwischenstufe darstellt und auf diese Weise auch äußerlich seine Verwandtschaft mit dem Primärblatt zum Ausdruck bringt.

---

1) Solereder, l. c. pag. 51.

J. Vesque, L'Anat. des tissus appl. à la classif. des plantes. Nouv. Archiv. d. Muséum D'Hist. Nat., T. IV, sér. 2, pag. 48 ff. Paris 1881.

Tabelle 15.

Blatt	1 Blattdicke	2 Palisaden-parenchym	3 Schwamm-parenchym	4 Mesophyll-quotient	5 Epidermis-zellen der Oberseite	6 Epidermis-zellen der Unterseite	7 Stomata	8 Nervatur
O (1,a)	181	43	91	0,47	617	653	152	4,8
O (1,b)	198	60	101	0,59	657	693	165	5,1
O (e)	234	107	79	1,35	1 021	1 155	232	6,7
A (e)	216	69	115	0,60	693	712	172	6,0

In Tabelle 15 sind die für die Blätter der Berberitze gefundenen Zahlen zusammengestellt.

A. Licht- und Schattenblatt.

Das Palisadenparenchym des Lichtblattes ist einschichtig (Fig. 83)[1]); die Zellen sind zylindrisch und liegen eng aneinander. Im Schwammparenchym wechseln Sternzellen und isodiametrische ab; es finden sich große Lakunen.

Die Epidermis ist großzellig und ebenwandig. Die Anzahl der Stomata und die Länge der Nervatur ist gering.

Das Schattenblatt ist nur wenig dünner als das Lichtblatt; dagegen ist die Verteilung der Mesophyllschichten eine andere (Fig. 84); der Mesophyllquotient ist bedeutend kleiner als 1. Über die Zellformen ist nichts Besonderes zu sagen. Die Palisadenzellen sind kürzer und weitlumiger als beim Lichtblatt; im Schwammparenchym überwiegen die Sternzellen.

Die Entwicklung der übrigen Teile des Blattes bleibt ebenfalls hinter der des Sonnenblattes zurück. Die Wandungen der Epidermiszellen sind gewellt.

B. Primär- und Folgeblatt des Sonnensämlings.

Das Mesophyll des Primärblattes ist dem des Schattenblattes durchaus ähnlich, auch die Zellformen sind die gleichen (Fig. 85).

---

1) Nach Vesque (l. c. pag. 49) ist das Palisadengewebe zweischichtig, doch komme die untere Schicht oft nicht stark zur Entwicklung. Soviel ich feststellen konnte, ist dies nur selten an einzelnen Stellen der Blätter der Fall, so daß man wohl nicht von einer zweiten Palisadenschicht sprechen kann.

Die Epidermiszellen sind groß und gewelltwandig. Alle für das Primärblatt gefundenen Zahlen sind etwas kleiner als die für das Schattenblatt geltenden.

Zu bemerken ist noch, daß die Stomata des Primärblattes wieder bedeutend größer sind als bei Licht- und Schattenblatt des erwachsenen Strauches.

Das Folgeblatt des Sonnensämlings ist nur wenig weiterentwickelt. Der Charakter des Mesophylls und auch der anderen Blatteile bleibt annähernd derselbe (Fig. 86). Die Wellung der Epidermiszellen wird etwas geringer.

Die Dauer der Entwicklung zum normalen Lichtblatt dürfte längere Zeit in Anspruch nehmen als bei Sambucus und Cornus.

C. Primärblatt des Sonnensämlings und Schattenblatt des erwachsenen Strauches.

Das Schattenblatt erwies sich in allen Teilen etwas günstiger entwickelt als das Primärblatt. Im übrigen ist die Übereinstimmung in Gestalt und Anzahl der Zellen eine weitgehende. Auch für Berberis vulgaris ergibt sich demnach das Resultat:

Das Primärblatt des Sonnensämlings besitzt die Schattenblattmerkmale des erwachsenen Strauches.

Aus Gründen, die in der Einleitung dargelegt sind, wird die Untersuchung der Blätter von Campanula rotundifolia und auch von Euphrasia pratensis angeschlossen, die beide morphologisch verschiedene Jugend- und Blüteformen der Blätter besitzen. Es soll festgestellt werden, inwieweit sich zu diesen morphologischen Unterschieden auch anatomische gesellen.

X. Campanulaceen [1]).

12. Campanula rotundifolia L.

Die zuerst entstehenden Blätter, die „Jugendformen", stehen in einer grundständigen Rosette. Die auf einem langen Stiele sitzende Spreite ist gekerbt nierenförmig oder auch herzförmig und fein gesägt (Fig. 88). Die ersten am Blütenstengel auftretenden Blätter, die „Übergangsformen", sind kurzgestielt, breit lanzettlich und fein gesägt (Fig. 90). Die zuletzt entstehenden „Blüteformen" sind sitzend, schmal lanzett-

1) Solereder, l. c. pag. 534.
Vesque, Caract. d. Gamopétales, l. c. pag. 221 ff.

lich und glattrandig (Fig. 92). Man pflegt diese Blattform im Gegensatz zum „Rundblatt" der Jugendform als „Langblatt" zu bezeichnen[1]).

In Tabelle 16 sind die ermittelten Zahlen wieder vorangestellt.

Tabelle 16.

Blatt	1 Blattdicke	2 Palisaden-parenchym	3 Schwamm-parenchym	4 Mesophyll-quotient	5 Epidermis-zellen der Oberseite	6 Epidermis-zellen der Unterseite	7 Stomata	8 Nervatur
Jugendform . .	97	24	38	0,63	292	474	155	6,7
Übergangsform.	149	45	71	0,64	474	838	188	8,9
Blüteform . . .	155	54	50	1,08	838	1 020	237	10,5

A. Jugendform.

Das Palisadenparenchym ist einschichtig (Fig. 87); die Zellen sind kurz und voluminös. Das Schwammparenchym ist dreischichtig, die Zellen flach, mitunter sternförmig. Der Mesophyllquotient ist bedeutend kleiner als 1.

Die Epidermiszellen sind sehr groß, ihre Wandungen stark gewellt (Fig. 93 u. 94). Auf der Oberseite sind die Zellen größer als auf der Unterseite. Stomata sind zwar auf beiden Blattseiten vorhanden, doch treten sie, wie auch bei den beiden anderen Blattformen, auf der Oberseite nur ganz vereinzelt auf, so daß ich auf eine genaue Zählung verzichte.

B. Übergangsform.

Das Blatt des Überganges ist beträchtlich dicker geworden, dagegen ist die Verteilung der Mesophyllschichten ungeändert (Fig. 89). Das Palisadengewebe ist einschichtig geblieben, die Zellen sind nur größer geworden. Die Zellen des Schwammparenchyms haben an Flächenausdehnung verloren, ausgesprochene Sternzellen treten nicht mehr auf; dafür neigen eine größere Anzahl Zellen zur isodiametrischen Form.

Die Epidermis wird kleinzelliger, die Wellung geht etwas zurück (Fig. 95 u. 96); Stomata und Nervatur zeigen sich ebenfalls besser entwickelt.

C. Blüteform.

Die Dicke des Blattes hat nur wenig zugenommen, dagegen ist die Verteilung des Mesophylls eine völlig andere geworden (Fig. 91).

1) S. a. die betreffenden Beschreibungen Goebels in Flora 1896, Bd. LXXXII, pag. 1 u. 2.

Das in der Regel zweischichtige Palisadenparenchym übertrifft die Dicke des Schwammparenchyms, so daß der Mesophyllquotient größer als 1 wird. Die einzelnen Zellen des Mesophylls sind zierlicher geworden und lassen auch hierdurch die höhere Entwicklung des Blattes erkennen. Die Zellformen des Schwammparenchyms sind isodiametrisch, nur vereinzelt finden sich noch flachere Zellen.

Auch die anderen Teile des Blattes zeigen sich in fortschreitendem Sinne entwickelt. Die Zellen der Epidermis sind noch kleiner geworden, ihre Wandungen haben die Wellung fast völlig verloren (Fig. 97 u. 98). Die Stomata sind vermehrt, die Länge der Blattaderung ist erhöht.

Die Unterschiede der Blattformen von Campanula rotundifolia sind also sowohl morphologischer wie anatomischer Art und zwar erwies sich das Blatt der Jugendform als am wenigsten, das der Blüteform als am stärksten differenziert. Der Übergang erfolgt nicht sprungweise, sondern allmählich durch besondere „Übergangsformen". Der Entwicklungszustand und die Art der Weiterentwicklung selbst gleicht den entsprechenden Erscheinungen bei den vorher untersuchten Pflanzen in jeder Weise: die Jugendform entspricht dem Primärblatt des Sämlings, die Blüteform dem erwachsenen Lichtblatt. Auch die wiederholt erwähnte Gesetzmäßigkeit in der Größe der Stomata scheint sich bei Campanula rotundifolia vorzufinden.

XI. Scrophulariaceen[1].

13. Euphrasia praténsis Fr.

Das Blatt der Jugendform ist sehr klein (Fig. 100). Die sitzende Blattspreite ist länglich umgekehrt-eiförmig, am oberen Ende auf jeder Seite einmal gekerbt. Das Blatt der Blütereife ist bedeutend größer (Fig. 99). Es ist eiförmig oder länglich-eiförmig, am Grunde meist kurz keilförmig. Der Rand ist auf jeder Seite mehrere Male tief gesägt. Bei den Übergangsformen nimmt die Anzahl der Einkerbungen, die beim ersten Blatt nur zwei betrug, langsam zu[2]).

Untersucht wurden die Blätter der Jugend- und der Blüteform. Tabelle 17 enthält die betreffenden Zahlen.

A. Jugendform.

Das Jugendblatt ist verhältnismäßig dick. Das Palisadenparenchym ist einschichtig (Fig. 101). Die Zellen sind unregelmäßig trichterförmig

1) Solereder, l. c. pag. 659 u. 660.
Vesque, Caract. d. Gamopétales, l. c. pag. 303 ff.

2) Diels, Jugendformen und Blütereife, pag. 1906. Berlin 1906.

Tabelle 17.

Blatt	1 Blattdicke	2 Palisaden-parenchym	3 Schwamm-parenchym	4 Mesophyll-quotient	5 Epidermis-zellen auf der Oberseite	6 Epidermis-zellen auf der Unterseite	7 Spalt-öffnungen	8 Nervatur
Jugendform . .	180	65	75	0,87	474	255	121	7,4
Blüteform . . .	218	119	79	1,50	915	729	329	8,8

und besitzen ein sehr großes Zellumen. Die Zellformen des Schwammparenchyms sind ebenfalls unregelmäßig. Das gesamte Mesophyll ist sehr lakunös. Der Mesophyllquotient ist kleiner als 1.

Die Epidermiszellen sind sehr groß und zwar, abweichend von den bisher untersuchten Blättern, auf der Unterseite größer als auf der Oberseite. Die Zellen sind sehr kräftig verzahnt. Die Stomata sind nicht sehr zahlreich, dagegen ist die Blattaderung relativ gut entwickelt.

B. Blüteform.

Das Palisadenparenchym (Fig. 102) ist zweischichtig, die Zellen sind englumiger als beim Jugendblatt und schließen dicht aneinander. Die Zellformen des Schwammparenchyms sind unregelmäßig, doch sind die Interzellularen relativ kleiner. Der Mesophyllquotient wird bedeutend größer als 1.

Die Epidermiszellen werden kleiner, doch bleiben sie auf der Unterseite größer als auf der Oberseite. Die Wandungen sind ebenfalls stark gewellt. Die Ausbildung der Spaltöffnungen und der Blattnervatur ist eine reichlichere. Die Größe der Stomata ist geringer als beim Jugendblatt.

Das Blatt der Jugendform ist in allen Teilen schlechter entwickelt als das Blatt der Blütereife. Besonders tritt dies in der verschiedenartigen Ausbildung des Palisadengewebes hervor, das beim Jugendblatt einschichtig, beim Blüteblatt aber zweischichtig ist, so daß einmal der Mesophyllquotient bedeutend kleiner, das andere Mal bedeutend größer als 1 ist. Bei Euphrasia pratensis sind also jedenfalls die morphologisch verschiedenen Blattformen anatomisch andersartig differenziert.

Allgemeiner Teil.

Überblickt man die vorangehenden Untersuchungen, so ergibt sich zunächst für alle Pflanzen das wichtige Resultat, daß das Primärblatt des Lichtsämlings in seiner inneren Struktur vom Bau des normalen Sonnenblattes ganz beträchtlich abweicht. Ferner ergab sich, daß das Sonnenblatt der erwachsenen Pflanze das Endprodukt einer längere oder kürzere Zeit dauernden Entwicklung ist, die stufenweise in den dazwischenliegenden „Übergangsblättern" ihr allmähliches Fortschreiten erkennen läßt. Eine derartige Entwicklungsreihe wurde für die Buche genauer untersucht. Das Vorhandensein einer solchen mehrjährigen Entwicklung hat notwendig zur Folge, daß diejenigen Bäume und Sträucher, die typische Sonnenblätter zur Ausbildung bringen können, diese Fähigkeit erst mit einem bestimmten Alter erlangen, daß also das Auftreten von charakteristischen Sonnenblättern an ein gewisses Lebensalter gebunden ist. Für die Buche beträgt es ungefähr 20 Jahre. Bei den untersuchten Sträuchern — mit Ausnahme der Berberitze — scheint die Entwicklung oftmals eine geringere Zeitdauer zu beanspruchen, was bei der kürzeren Lebensdauer derselben ja auch verständlich ist.

Um nun der Lösung der in der Einleitung aufgeworfenen Fragen näher zu treten, ist es vor allen Dingen notwendig, das Primärblatt des Lichtsämlings allgemein mit dem Licht- und Schattenblatt der erwachsenen Pflanze zu vergleichen.

1. Kapitel.

Vergleich des Primärblattes des Sonnensämlings[1]) mit dem Licht- und Schattenblatt der erwachsenen Pflanze.

Die Untersuchung erstreckte sich sowohl auf die Morphologie wie die Anatomie der Blätter.

A. Morphologie.

Bei allen untersuchten Blattsorten war die Größe der Primärblätter meist erheblich geringer als die der erwachsenen Pflanzen.

Was die Form der Blattspreite betrifft, so lassen sich zwei Gruppen unterscheiden:

---

1) Eine vergleichende Darstellung der Blattanatomie von Licht- und Schattensämling und damit ein Beitrag zur Frage nach der direkten Einwirkung des Lichtes auf die Sämlingsblätter wird erst am Schluß erfolgen.

1. Primärblätter, deren Spreiten mit denen normaler Blätter im wesentlichen übereinstimmen;
2. Primärblätter, deren Spreite von denen normaler Blätter morphologisch erheblich abweicht.

1. Primärblätter mit annähernd „normaler" Blattspreite.

Hierher gehören die Sämlinge von:

Fagus silvatica,	Acer pseudoplatanus,
Quercus sessiliflora,	Tilia platyphyllos,
Carpinus betulus,	Cornus mas.
Alnus glutinosa[1]),	

2. Primärblätter mit „abweichender" Blattspreite.

Eine solche kam zu den Sämlingen von:

Ulmus campestris,	Sambucus nigra,
Fraxinus excelsior,	Berberis vulgaris.

Die „Normalblätter" von Ulmus campestris besitzen nach Nordhausen[2]) verschieden stark entwickelte Blatthälften; sie sind asymmetrisch. Diese Asymmetrie findet sich beim Lichtblatt sehr stark entwickelt, ist beim Schattenblatt dagegen bedeutend geringer: Das Primärblatt sowohl wie das Folgeblatt des Lichtsämlings lassen diese Asymmetrie vermissen. Beide Blatthälften sind augenscheinlich gleich stark entwickelt.

Fraxinus excelsior besitzt im erwachsenen Zustande gefiederte Blätter. Im Gegensatz dazu ist das Primärblatt ungeteilt. Schäfer[3]) vergleicht die beiden Blattarten wie folgt: „Die Lamina (des Primärblattes) hat ihre größte Breite in der hinteren Partie, ein Charakter, der besonders deutlich hervortritt, wenn man das Primärblatt mit einer mittleren Fieder des Normalblattes vergleicht. Bei einem solchen Teilblättchen liegt der Ort der größten Breite viel weiter nach vorn..... Nach diesen Primärblättern treten meistens ein Paar Blätter auf, an denen ganz oder zum Teil auf einer Seite oder auf beiden Seiten eine

1) C. Schäfer (l. c. pag. 31 ff.) gibt für die Sämlingsblätter von Alnus glutinosa einige geringe Abweichungen an. Derartige geringe Unterschiede lassen sich auch für fast alle anderen angeführten Pflanzen machen. Ich glaubte aber, bei der im wesentlichen übereinstimmenden Form der Primärblätter mit den „normalen" Blättern auf eine detaillierte Beschreibung dieser Unterschiede verzichten zu können.

2) Nordhausen, Jahrb. f. wiss. Bot. 1902, Bd. XXXVII, pag. 17.

3) Schäfer, l. c. pag. 34 u. 35.

Seitenfieder abgegliedert ist..... Im Verlaufe der weiteren Entwicklung treten dann immer mehr Seitenfiedern auf, bis die Form des Normalblattes erreicht ist. Zur Vervollständigung des Vergleiches vom ersten Primärblatt und Normalblatt sei noch hervorgehoben, daß, wenn man die Spitzen der Fiederblättchen durch eine schwach gekrümmte Linie verbunden und die abgegrenzte Fläche ganz mit Blattsubstanz ausgefüllt denkt, das so konstruierte Blatt in der Form, vom genaueren Nervenverlauf abgesehen, mit dem Primärblatt ziemliche Ähnlichkeit hat." Schäfer deutet dies Auftreten ungeteilter Primärblätter phylogenetisch. Er nimmt an, daß die Esche von einer Form mit ungeteilten Blättern abstammt. Das Auftreten des ungeteilten Primärblattes wäre also eine ontogenetische Wiederholung eines Stadiums der phylogenetischen Entwicklung. Demnach sieht er auch in Fraxinus excelsior forma heterophylla Vahl, einer Form mit ungeteilten Blättern, nur eine Rückschlagsform.

Das vorstehend für Fraxinus excelsior geschilderte Verhalten kommt in analoger Weise auch den Blattformen von Sambucus nigra zu.

Die Primärblätter der Sämlinge von Fraxinus excelsior und Sambucus nigra weichen demnach in ihrer Morphologie ganz erheblich von denen der erwachsenen Pflanzen ab.

Die Blattformen von Berberis vulgaris sind schon oben (pag. 268) genauer beschrieben. Schäfer[1]) erwähnt noch, daß der Blattstiel der Primärblätter nicht, wie bei Normalblättern, allmählich in die Blattfläche übergeht, sondern deutlich abgesetzt ist. In einer Anmerkung fügt er hinzu, daß er unter den Normalblättern auch einige beobachtete, welche durch den breiten Grund der Blattfläche sich sehr der Form der Primärblätter nähern. Ich fand nun, daß derartige Blätter meist Schattenblätter waren. Es wurde ferner schon oben erwähnt, daß den Schattenblättern im allgemeinen ein doppelt so langer Stiel zukommt als den Sonnenblättern. Die Verwandtschaft zwischen Primärblatt des Lichtsämlings und Schattenblatt des erwachsenen Strauches wird so auch morphologisch dokumentiert.

B. Anatomie.

a) Die Dickenverhältnisse und der Mesophyllquotient.

Die untersuchten Pflanzen mögen nach ihrer Blattdicke in zwei Gruppen geteilt werden; zur ersten Gruppe sollen diejenigen gerechnet

---

1) l. c. pag. 36.

werden, für welche das Primärblatt des Lichtsämlings dünner oder ebenso dick ist wie das Schattenblatt der erwachsenen Pflanze, zur zweiten Gruppe die übrigbleibenden, bei denen also die Dicke des Primärblattes die des Schattenblattes übertrifft.

Zur ersten Gruppe gehören:

Fagus silvatica,
Quercus sessiliflora,
Ulmus campestris,
Alnus glutinosa,
Fraxinus excelsior,
Sambucus nigra,
Berberis vulgaris;

zur zweiten Gruppe:

Carpinus betulus,
Acer pseudoplatanus,
Tilia platyphyllos,
Cornus mas.

Von elf untersuchten Sonnensämlingen besitzen also nur vier Primärblätter, die dicker als die Schattenblätter der erwachsenen Pflanzen sind.

In den Tabellen 18 und 19 sind die Zahlen für die Dicken der Blätter, die ihrer Mesophyllschichten und außerdem die Mesophyllquotienten zusammengestellt, und zwar in Tabelle 18 die Pflanzen der ersten Gruppe, in Tabelle 19 die der zweiten Gruppe.

Der Dickenunterschied zwischen den Blättern $O_{(1,\ a)}$ und $A_{(e)}$ ist bei den Pflanzen beider Gruppen im allgemeinen gering gegenüber der so viel größeren Dicke des Blattes $O_{(e)}$. Nur bei vier Pflanzen sind sie erheblicher und zwar bei:

Ulmus campestris } 1. Gruppe
Berberis vulgaris }

Acer pseudoplatanus } 2. Gruppe
Tilia platyphyllos }

Sind aber auch bei diesen Pflanzen die Blattdicken und damit die Dicken des Mesophylls verschieden, so ist doch die Verteilung der Mesophyllschichten bei beiden Blattsorten eine relativ gleiche, d. h. die Mesophyllquotienten sind, wenigstens im Vergleich mit den bedeutend größeren des Sonnenblattes, annähernd dieselben, was die Tabellen bestätigen.

Aus den Tabellen ergibt sich ferner, daß die Mesophyllquotienten für die Sonnenblätter erheblich größer als 1 (eine Ausnahme bildet nur Sambucus nigra), für die Schattenblätter dagegen kleiner oder doch nur wenig größer als 1 sind. Als untere Grenze für den Mesophyllquotienten des Sonnenblattes kann man 1,2 ansehen, als obere Grenze für das

Tabelle 18.

Blatt	Fagus silvatica			Quercus sessiliflora			Ulmus campestris			Alnus glutinosa			Fraxinus excelsior			Sambucus nigra			Berberis vulgaris		
	O (1, a)	A (e)	O (e)	O (1, a)	A (e)	O (e)	O (1, a)	A (e)	O (e)	O (1, a)	A (e)	O (e)	O (1, a)	A (e)	O (e)	O (1, a)	A (e)	O (e)	O (1, a)	A (e)	O (e)
1. Blattdicke	63	73	160	93	122	231	97	176	194	139	146	177	152	176	204	103	123	180	181	216	234
2. Palisadenparenchym	20	20	87	32	44	148	32	73	113	52	56	83	46	75	97	24	30	50	43	69	107
3. Schwammparenchym	25	35	46	39	50	37	30	67	43	52	58	45	81	71	75	50	57	85	91	115	79
4. Mesophyllquotient	0,80	0,57	1,90	0,82	0,89	4,00	1,07	1,09	2,63	1,00	0,96	1,84	0,57	1,06	1,29	0,48	0,52	0,59	0,47	0,60	1,35

Tabelle 19.

Blatt	Carpinus betulus			Acer pseudoplatanus			Tilia platyphyllos			Cornus mas		
	O (1,a)	A (e)	O (e)	O (1,a)	A (e)	O (e)	O (1,a)	A (e)	O (e)	O (1,a)	A (e)	O (e)
1. Blattdicke	129	93	183	164	97	178	107	72	141	127	101	246
2. Palisadenparenchym	45	26	97	59	31	95	43	26	109	35	24	103
3. Schwammparenchym	48	38	41	67	35	42	34	24	—	47	45	87
4. Mesophyllquotient	0,94	0,69	2,37	0,88	0,89	2,26	1,27	1,08	—	0,75	0,55	1,18

Schattenblatt 1,1. Es zeigt sich, daß mit Ausnahme von Tilia platyphyllos sämtliche Primärblätter von Lichtsämlingen einen Mesophyllquotienten haben, der kleiner als 1,1 ist. Sie besitzen damit eines der wichtigsten Merkmale des Schattenblattes der erwachsenen Pflanze. Bei Tilia platyphyllos wäre der Mesophyllquotient des Lichtblattes unendlich groß, da alles Schwammparenchym zu Palisadengewebe umgebildet ist. Außerdem erreicht er auch für das Schattenblatt eine erhebliche Größe. Der Unterschied gegen das Blatt O(1, a) ist daher ebenfalls als geringfügig anzusehen.

b) Die Interzellularräume.

Eine genaue zahlenmäßige Bestimmung der Größe der Interzellularräume habe ich nicht vorgenommen. Sie ist nach der von Unger[1]) angegebenen Methode möglich, aber außerordentlich zeitraubend und nur an frischem Material möglich. Bei der Menge des zu untersuchenden Materials mußte ich daher darauf verzichten. Immerhin konnte ich aus dem mikroskopischen Befunde erkennen, daß im allgemeinen die Größe der Interzellularen für Schattenblatt und Primärblatt des Lichtsämlings relativ die gleiche ist; die Sonnenblätter sind weniger lakunös.

c) Die Zellformen.

1. Das Palisadenparenchym.

Die untersuchten Blätter lassen sich nach der Form ihrer Palisadenzellen und nach der Anzahl ihrer Palisadenzellschichten in die folgenden sechs Gruppen teilen:

1. Blätter mit einer Schicht „echter" Palisadenzellen,
2. desgleichen mit zwei Schichten,
3. desgleichen mit drei oder mehr Schichten,
4. Blätter mit einer Lage von Armpalisadenzellen,
5. Blätter mit einer Lage von trichterförmigen Zellen,
6. Blätter mit Zwischenformen von trichterförmigen und Armpalisadenzellen.

In Tabelle 20 (pag. 280) sind die Blätter nach ihrer Zugehörigkeit zu diesen Gruppen geordnet.

Bei neun von elf untersuchten Pflanzen besitzen das Blatt O(1, a) und A(e) übereinstimmende Zellformen, die stets von der des Blattes O(e)

---

1) F. Unger, Bestimmung der in den Interzellulargängen der Pflanzen enthaltenen Luftmenge. Sitzungsber. der Kais. Ak. der Wissensch., Mathem.-naturw. Klasse, Bd. XII, Heft 1, pag. 369 ff. Wien 1854.

Tabelle 20.

	1 1 Lage „echter“ Palisadenzellen	2 2 Lagen „echter“ Palisadenzellen	3 3 u. mehr Lagen „echter“ Palisadenzellen	4 1 Lage Armpalisadenzellen	5 1 Lage trichterförmiger Zellen	6 Zwischenformen von 4 und 5
I. Fagus silvatica	O (1, b)	O (e)			O (1, a) A (e)	
II. Quercus sessiliflora	O (1, a) O (1, b) A (e)		O (e)			
III. Ulmus campestris		A (e)	O (e)		O (1, a) O (1, b)	
IV. Alnus glutinosa		O (1, a) O (1, b) A (e)	O (e)			
V. Carpinus betulus	O (1, b)	O (e)			O (1, a) A (e)	
VI. Acer pseudoplatanus	O (e) O (1, a) O (1, b)				A (e)	
VII. Fraxinus excelsior	O (1, a) O (1, b) A (e)	O (e)				
VIII. Tilia platyphyllos	O (1, a) A (e)		O (e) O (1, b)			
IX. Sambucus nigra				O (e) O (1, b)		O (1, a) A (e)
X. Cornus mas	O (e)					O (1, a) O (1, b) A (e)
XI. Berberis vulgaris	O (1, a) O (1, b) O (e) A (e)					

in gleichem Sinne abweicht. Nur bei Ulmus campestris und bei Acer pseudoplatanus finden sich die Blätter O(1, a) und A(e) in verschiedenen Gruppen.

Bei Ulmus campestris hat das Schattenblatt ein zweischichtiges Palisadenparenchym, während den Sämlingsblättern nur eine einzige Lage von Trichterzellen zukommt. Diese Blätter zeigten sich überhaupt sehr wenig ntwickelt.

Nur bei Acer pseudoplatanus sind die Zellformen des Sonnenblattes und der Sämlingsblätter gleiche, doch sind bei letzteren die Zellen bedeutend kürzer.

Es ergibt sich somit, daß fast stets, mit Ausnahme von Acer pseudoplatanus und vielleicht den etwas abweichenden Palisadenzellformen von Carpinus betulus (pag. 255) und Tilia platyphyllos (pag. 264), das Primärblatt des Lichtsämlings und das Schattenblatt der erwachsenen Pflanze im Bau ihres Palisadenparenchyms und dessen Zellformen von den gleichen Teilen des Sonnenblattes erwachsener Pflanzen in übereinstimmender Weise abweichen und daß in allen Fällen die etwa vorhandenen Unterschiede zwischen Primärblatt und Schattenblatt erheblich geringer sind als die gemeinsamen Unterschiede gegenüber dem Sonnenblatt.

In der Tabelle 20 sind ferner die Folgeblätter der Lichtsämlinge berücksichtigt. Es zeigt sich, daß bei fünf Pflanzen (II, III, IV, VII, X) Primär- und Folgeblatt noch zur selben Gruppe gehören, während das Sonnenblatt einer anderen angehört, bei den Pflanzen VI und XI gehören beide zur gleichen Gruppe wie letzteres, bei I und V befinden sich alle drei in verschiedenen Gruppen und bei den Pflanzen VIII und IX sind Folgeblatt und Sonnenblatt in der gleichen Gruppe, die von der des Primärblattes verschieden ist.

Es ist an dieser Stelle noch notwendig, auf die merkwürdigen Zellformen einzugehen, die sich bei Cornus mas vorfinden. Sämlings- und Schattenblatt haben armpalisadenähnliche Zellen, die beim Sonnenblatt zu normalen „echten“ Palisadenzellen umgebildet sind. Sertorius gibt in seiner Arbeit[1]) nur an, „daß die Palisadenzellen häufig sehr kleinen Längsdurchmesser haben und dann nicht selten nichts weniger als palisadenähnliche Gestalt zeigen“. Diese Zellformen dürften sich mit den von mir bei Schattenblättern beobachteten decken. Er erwähnt ferner, daß überhaupt die Palisadenzellen der Cornaceen von ganz unregelmäßiger Gestalt sind. — In dem Auftreten von Armpalisadenähnlichen Zellen beim Primärblatt des Lichtsämlings könnte man vielleicht eine anatomische Parallele zu der von Schäfer gegebenen Deutung morphologischer Jugendformen der Blätter sehen, die er als ontogenetische Wiederholungen phylogenetischer Entwicklungsstadien ansieht. Daß sich das Auftreten dieser Abart der Armpalisadenzellen auf die Sämlingsblätter und die Schattenblätter des erwachsenen Strauches beschränkt, dürfte ein weiterer überzeugender Beweis für die Verwandtschaft der beiden Blätter sein.

2. Das Schwammparenchym.

Die unregelmäßigeren Zellformen des Schwammparenchyms lassen im allgemeinen weniger markante Unterschiede erkennen. Immerhin

1) l. c. pag. 499.

zeigte sich, daß die flachen Sternzellen vorzüglich dem Mesophyll der Blätter O(1, a) und A(e) zukommen, dagegen bei den Blättern O(e) nicht so häufig auftreten. Ein besonders schönes Verhalten nach dieser Richtung bietet die Rotbuche, wo bei den beiden erstgenannten Blättern das Schwammparenchym allein von flachen, vielarmigen Sternzellen gebildet wird, die dem Sonnenblatt vollständig fehlen (Fig. 29, 30 u. 32).

3. Die Epidermiszellen.

Nach der Form der Epidermiszellen lassen sich die untersuchten Blätter in zwei Gruppen sondern:

1. solche, deren Epidermiszellen ebenwandig oder doch nur wenig gewelltwandig sind und
2. solche, deren Epidermiszellen stärker gewellte Wandungen besitzen.

Zur ersten Gruppe gehören die Sonnenblätter, zur zweiten die Primärblätter der Lichtsämlinge und die Schattenblätter.

Die Wellung der Epidermiszellwandungen hat bekanntlich den Zweck, die mechanische Festigkeit des Blattes zu erhöhen. Sie findet sich daher, wie Anheißer[1]) zeigte, besonders stark bei Blättern mit dünner Lamina ausgebildet, in unserem Falle also bei den dünnen Primär- und Schattenblättern kräftiger als bei den dickeren Sonnenblättern.

Die bei allen untersuchten Blättern beobachtete stärkere Wellung der Zellwandungen auf der Blattunterseite ist mechanisch leicht verständlich; nach Areschoug[2]) findet sie sich eben überall da besonders ausgebildet, wo das angrenzende Mesophyll in hohem Grade lakunös ist.

Die Anzahl der Epidermiszellen ist für die Sonnenblätter erheblich größer als für Primär- und Schattenblätter. Die geringfügigen Unterschiede zwischen letzteren hinsichtlich der Epidermiszellen sind gegenüber dem gemeinsamen großen Abstand vom Sonnenblatt durchaus unerheblich. Die Art der abweichenden Ausbildung beider unterscheidet sich also qualitativ gar nicht und quantitativ nur in sehr geringem Maße.

---

1) R. Anheißer, Über die aruncoide Blattspreite. Flora 1900, Bd. LXXXVII, pag. 87 ff.

Siehe ferner auch: G. Haberlandt, Physiologische Pflanzenanatomie 1909, 4. Aufl., pag. 104 ff.

L. Kny, Über die Anpassung der Laubblätter an die mechanischen Wirkungen des Regens und Hagels. Ber. d. D. Bot. Ges. 1885, Bd. III, p. 207.

2) F. W. C. Areschoug, Über die physiologischen Leistungen und die Entwicklung des Grundgewebes des Blattes. Kongl. fysiografiska sällskapets i Lund 1897, pag. 8.

d) Die Stomata und die Nervatur

Die für die Spaltöffnungen und die Nervatur ermittelten Zahlenwerte blieben bei den Primärblättern des Lichtsämlings und den Schattenblättern der erwachsenen Pflanze oft ganz beträchtlich hinter denen des Sonnenblattes zurück.

Zum genaueren Vergleich sind die betreffenden Zahlen in der Tabelle 21 nochmals zusammengestellt.

Tabelle 21.

	Anzahl der Stomata auf 1 qmm			Länge der Nervatur auf 1 qmm in mm		
	O (1,a)	A (e)	O (e)	O (1,a)	A (e)	O (e)
I. Fagus silvatica	188	113	416	7,0	8,8	12,2
II. Quercus sessiliflora	469	468	810	11,7	9,9	14,3
III. Ulmus campestris	168	450	800	8,7	10,5	17,2
IV. Alnus glutinosa	364	425	608	4,9	3,6	8,1
V. Carpinus betulus	146	170	365	5,3	6,9	9,8
VI. Acer pseudoplatanus	200	215	860	4,3	5,6	7,8
VII. Fraxinus excelsior	225	478	1 265	4,4	9,3	11,8
VIII. Tilia platyphyllos	265	450	759	7,2	8,4	12,1
IX. Sambucus nigra	77	70	165	3,7	3,6	6,1
X. Cornus mas	177	162	364	7,3	7,9	11,4
XI. Berberis vulgaris	152	172	232	4,8	6,0	6,7

Nur in einem Falle, bei der Buche, übertrifft die Anzahl der Stomata beim Primärblatt des Sonnensämlings die des Schattenblattes erheblicher, doch ist, am Sonnenblatt gemessen, auch dieser Unterschied nicht allzu groß. Bei allen anderen Pflanzen sind die Zahlen entweder annähernd gleich groß oder aber für die Primärblätter kleiner (so besonders bei Ulmus campestris).

Außer der Anzahl der Stomata erwies sich bei einigen Bäumen auch ihre Größe als recht veränderlich. Sie war dann beim Sonnenblatt am kleinsten, wuchs beim Schattenblatt und erreichte beim Primärblatt des Lichtsämlings ihre größten Werte.

Die Länge der Nervatur auf 1 qmm der Blattfläche ist in der Regel beim Primärblatt etwas geringer als beim Schattenblatt, nur bei Quercus sessiliflora und Alnus glutinosa ist sie größer, bei Fraxinus excelsior erheblich kleiner. Doch ist bei den ersteren der Abstand vom Blatte O(1, a) zu A(e) noch geringer als der zu O(e). Bei Fraxinus excelsior dürfte die Ursache des großen Unterschiedes in der abweichenden Gestalt der Blattform zu suchen sein, zeigt doch das immerhin erst fünf-

fiederige Folgeblatt eine soviel stärkere Entwicklung der Nervatur (7,3 mm auf 1 qmm).

Faßt man die vorstehend beschriebenen einzelnen Tatsachen zusammen, so ergibt sich das Vorhandensein einer nahen Verwandtschaft in der anatomischen Struktur der Blätter O(1, a) und A(e) ganz allgemein. Diese Verwandtschaft geht zwar keineswegs in eine vollständige Übereinstimmung über, doch gleichen sich einerseits die vorhandenen Unterschiede oft aus — so bei Acer pseudoplatanus, wo das Blatt O(1, a) der Dicke nach dem Blatte O(e) näher steht als dem Blatte A(e), bei allen anderen Teilen des Blattes O(1, a) aber das Umgekehrte eintrifft — und andererseits ist der gemeinsame Abstand der Blätter O(1, a) und A(e) vom Blatte O(e) so groß, daß man diesen Unterschieden kaum irgendwelche Bedeutung beimessen kann.

Als erstes Hauptresultat möchte ich demnach das folgende aussprechen:

Bei den untersuchten Bäumen und Sträuchern zeigt das Primärblatt des Sonnensämlings in seiner anatomischen Struktur eine mehr (Fagus) oder weniger (Acer, Carpinus, Tilia) weitgehende Übereinstimmung mit dem Schattenblatt der erwachsenen Pflanze.

Es ist nunmehr der Frage näher zu treten, warum der Lichtsämling einmal ein vom normalen Lichtblatt so abweichendes Primärblatt entwickelt und warum zweitens dieses dem Schattenblatt der erwachsenen Pflanze so ähnlich ist. Zu diesem Zwecke erfolgt zunächst eine vergleichende Betrachtung der Blattverhältnisse bei Campanula rotundifolia[1]).

2. Kapitel.

Die Blattformen von Campanula rotundifolia L. nach ihrer anatomischen Struktur und physiologischen Bedeutung. Goebel's Versuche.

Die angestellte anatomische Untersuchung hatte ergeben, daß die morphologisch verschiedenen Blätter der Glockenblume auch in ihrer inneren Struktur erhebliche Unterschiede aufweisen. Der anatomische Bau des „Rundblattes" steht zu dem des „Langblattes" in einem ähnlichen Verhältnis wie das Primärblatt eines Lichtsämlings zum Sonnen-

1) Die verschiedenen Blattformen von Euphrasia pratensis untersuchte ich nur, um festzustellen, ob das von Campanula rotundifolia gezeigte Verhalten auch anderen Pflanzen mit morphologisch verschiedenen Blättern zukommt.

blatt der erwachsenen Pflanze. Nun zeigte Goebel[1]), daß diese primären Rundblätter durch genügende Verminderung der Beleuchtung erneut zum Auftreten gebracht werden können und zwar am Blütenschafte, der sonst nur Langblätter trägt. Ferner beschreibt Goebel[2]) eine merkwürdige Form von Campanula rotundifolia, deren Rosette zu einem mit langen Internodien versehenen Rundblätter tragenden Blütenschafte ausgewachsen war, während die sonst allein zur Blüte schreitenden Seitentriebe mit den Langblättern verkümmert waren. Goebel sieht die maßgebende Ursache hierfür in der mangelhaften Lichtintensität, da die Pflanze im schattigen Walde (bei Schleißheim) gewachsen war. Dieses Auftreten von Rundblättern bei allzu geringer Lichtintensität zwingt geradezu zu einem Vergleich mit dem Auftreten anatomisch andersartiger Schattenblätter bei unseren Holzpflanzen. Man kann mit gutem Recht diese primären Rundblätter als „Schattenblätter" von Campanula rotundifolia bezeichnen. Diese „Schattenblätter" sind aber nichts anderes als die primär entstehenden Rundblätter, d. h. das Schattenblatt von Campanula rotundifolia ist zu erklären als ein durch bestimmte Vegetationsverhältnisse veranlaßtes erneutes Auftreten des Primärblattes, das eben durch den langen Blattstiel und die geringe Dicke der Spreite den geringeren Lichtintensitäten besser angepaßt ist als das schmale, dicke Langblatt. Auch Goebel bemerkt zu der „Schleißheimer" Campanula[3]), daß „die Änderung dem normalen Verhalten gegenüber nicht im Auftreten von etwas Neuem besteht, sondern nur in der verschiedenen Kombination der auch im gewöhnlichen Entwicklungsgange gegebenen Formelemente".

Goebel[4]) legte sich ferner die Frage vor, ob sich die Bildung der Rundblattform von Anfang an unterdrücken läßt, oder ob der Entwicklungsgang in der Weise geregelt ist, daß zuerst unter allen Umständen die Rundblattform auftritt. Zu diesem Zweck ließ er Samen von Campanula rotundifolia unter der Beleuchtung zweier Bogenlampen keimen, von denen jede 2000 Normalkerzen Lichtstärke besaß. „Es zeigte sich, daß auch bei dieser starken Lichtquelle — mochte dieselbe nun kontinuierlich oder nur zur Tageszeit einwirken — die Bildung der Rund-

1) Goebel, Die Abhängigkeit der Blattform von Campanula rotundifolia von der Lichtintensität usw. Flora 1896, Bd. LXXXII, pag. 4 ff.

2) Goebel, Eine merkwürdige Form von Campanula rotundifolia. Flora 1905, Bd. XCV, pag. 232 ff.

3) l. c. pag. 234.

4) Flora 1896, Bd. LXXXII, pag. 7 ff.

blätter nicht verhindert werden konnte. Dieselbe ist also erblich fixiert." Goebel faßt dann seine Versuche wie folgt zusammen[1]): „Vererbt werden bei Campanula rotundifolia nicht die Anlage zweier (resp. wenn man die Mittelformen in Betracht zieht, sehr vieler) Blattformen, deren Auftreten nur von den verschiedenen Graden der Lichtintensität als auslösende Faktoren bestimmt wurden. Vererbt wird nur die Anlage zur Rundblattform. Sie wird unter normalen Verhältnissen, d. h. wenn hinreichende Lichtintensität vorhanden ist, umgebildet in die Langblattform, und dieser Vorgang ist kein plötzlicher, sondern ein allmählicher, deshalb treten die Zwischenformen des normalen Entwicklungsganges auf. Im Verlauf der Ontogenie eines einzelnen Laubblattes treten solche Zwischenformen nicht mehr auf, weil der umbildende Faktor sehr früh schon die Entwicklung der Blattanlage in andere Bahnen lenkt. Schalten wir ihn aber aus, indem wir die Pflanzen unter andere äußere Bedingungen bringen, so tritt die durch Vererbung überlieferte Blattform wieder auf." Hierin ist also nach Goebel der Grund zu sehen, warum die „Schattenblätter" von Campanula rotundifolia nur ein erneutes Auftreten der primären Rundblätter darstellen; die Pflanze entwickelt also keine neuen Blattarten, sondern wiederholt nur die in ihrem normalen Entwicklungsgange gegebenen.

3. Kapitel.

Das Primärblatt des Lichtsämlings und das Schattenblatt des erwachsenen Baumes oder Strauches betrachtet nach ihrer entwicklungsgeschichtlichen Stellung und deren Ursachen.

Inwieweit lassen sich nun aus dem Verhalten der verschiedenen Blattformen von Campanula rotundifolia Schlüsse ziehen auf die uns hier speziell interessierenden Fragen? Was ergibt also zunächst ein Vergleich des Primärblattes eines Lichtsämlings mit den primären, grundständigen Rundblättern von Campanula rotundifolia? Es ist vorerst von großer Wichtigkeit festzustellen, unter welchen biologischen Verhältnissen denn ein Lichtsämling überhaupt aufwächst. Solange es noch keine geordnete Garten- und besonders Forstkultur gab, d. h. innerhalb einer entwicklungsgeschichtlich sehr langen Zeit, pflanzten sich unsere Bäume und Sträucher durch Sämlinge fort, die sicherlich oft schon durch die eigene Mutterpflanze, dann aber besonders auch durch die in der Nachbarschaft befindlichen Pflanzen mehr oder weniger

---

1) l. c. pag. 13.

stark beschattet wurden. Stets zutreffen mußte dies für die große und dichte Bestände bildenden Waldbäume, wie z. B. die Rotbuche, deren Schattensämlinge man noch an Stellen finden kann, wo die Ungunst der Beleuchtungsverhältnisse ein reicheres Pflanzenleben schon unmöglich macht. Diese Schattensämlinge also haben, wie die im vorangehenden für einige Pflanzen angestellten Untersuchungen ergeben haben und worauf weiter unten noch zurückzukommen ist, diesem Leben im abgeschwächten Licht angepaßte Blätter zur Entwicklung gebracht. Da nun in entwicklungsgeschichtlich sehr langen Zeitläufen einerseits die weit überwiegende Mehrzahl aller Bäume und Sträucher von solchen Schattensämlingen abstammten und andererseits sich selbst wieder durch Schattensämlinge fortgepflanzt haben, so wurde die diesen eigentümliche Blattstruktur eben in bestimmter Weise erblich festgelegt. Dies konnte Goebel für die morphologischen Jugendformen von Campanula rotundifolia durch seine Bestrahlungsversuche nachweisen. Wenn nun die moderne Forstkultur die Sämlinge aus dem mehr oder weniger tiefen Waldesschatten in das starker Insolation ausgesetzte Saatbeet brachte, schaffte sie damit, und zwar im Großen, ein Analogon zu Goebel's Versuch. Indem die Untersuchung lehrte, daß auch die Primärblätter dieser Lichtsämlinge die charakteristischen Merkmale der Anpassung an geringe Beleuchtungsintensitäten besitzen, bewies sie damit, daß bei den Sämlingen unserer Bäume und Sträucher die von den normalen Sonnenblättern so abweichende Struktur der Primärblätter erblich bestimmt ist. Goebels Versuch erstreckte sich nur auf die morphologische Gestalt der Blätter, doch zeigten sich diese in gleicher Art und Weise anatomisch unterschieden wie Primärblatt des Sämlings und Lichtblatt der erwachsenen Pflanze, während bei diesen aber die morphologischen Unterschiede in viel geringerem Grade vorhanden sind. Ich stehe nun nicht an, in Analogie zu den morphologischen und anatomischen Jugendformen bei Campanula rotundifolia, Euphrasia pratensis und anderen Pflanzen[1]), die Primärblätter der Licht- und Schattensämlinge bei den untersuchten Bäumen und Sträuchern als „erblich fixierte anatomische Jugendformen“ zu bezeichnen.

Als zweites Hauptresultat dieser Untersuchung möchte ich also das Nachstehende ansehen:

Für die untersuchten Bäume und Sträucher ist beim Lichtsämling die abweichende anatomische Struktur des

---

1) Vgl. Goebel, Organographie der Pflanzen usw., pag. 134 ff. Jena 1898 bis 1901.

Primärblattes zu erklären als die erblich fixierte anatomische Jugendform des normalen Blattes der erwachsenen Pflanze. Hierbei sind unter „normalen“ Blättern alle Blattformen der erwachsenen Pflanze zu verstehen, die sich nicht als ausgesprochene Schattenformen charakterisieren lassen.

Die Erklärung der phylogenetischen Stellung der Schattenblätter, wie sie von unseren erwachsenen Bäumen und Sträuchern bei geringeren Lichtintensitäten gebildet werden, ist nun naheliegend. Dadurch, daß Goebel nachwies, daß bei Campanula rotundifolia durch geringere Beleuchtung ein erneutes Auftreten der primären Rundblätter, d. h. der Jugendformen, am sonst normalen Stengel hervorgerufen werden kann, wurde für diese Pflanze bewiesen, daß Schattenblatt der erwachsenen Pflanze und Primärblatt der jugendlichen identisch sind[1]). Als erstes Hauptresultat dieser Arbeit (pag. 284) hatte sich nun eine weitgehende Übereinstimmung zwischen dem Primärblatt des Lichtsämlings und dem Schattenblatt der erwachsenen Pflanze hinsichtlich der Blattstruktur ergeben. Die untersuchten Bäume und Sträucher zeigen demnach ein gleiches Verhalten wie Camp. rotund. Sie erzeugen in ihren Schattenblättern nicht etwas phylogenetisch Neues, sondern wiederholen nur eine im gewöhnlichen Verlaufe der Entwicklung bereits vorhandene Form. Somit ergibt sich als drittes Hauptresultat:

Bei den untersuchten Bäumen und Sträuchern sind die Schattenblätter der erwachsenen Pflanzen nicht eigentlich neuartige Blattformen, sondern nur eine durch bestimmte Vegetationsverhältnisse hervorgerufene zweckmäßige Wiederholung anatomischer Jugendformen, wie sie bei Campanula rotundifolia experimentell durch Goebel veranlaßt wurde.

Die in dieser Arbeit aufgestellte Ansicht von der entwicklungsgeschichtlichen Stellung des Schattenblattes scheint mit der von Küster[2]) vertretenen nicht übereinzustimmen. Da die Schattenblätter in ihrem „Mesophyll in mehr als einer Beziehung die Charaktere jugendlicher, unentwickelter Blätter festhalten“, folgert er, daß die Schattenblätter nur das unvermeidliche Produkt einer Hemmung sind und gelangt zu

1) Es können, wie Familler (Flora 1900, Bd. LXXXVII, pag. 95 ff.) angibt, auch andere extreme Wachstumsstörungen zur erneuten Bildung der Rundblätter führen. Ob dies auch bei den Schattenblättern der Holzpflanzen möglich ist, müßten genauere Untersuchungen ergeben, die sich indessen durch die Nordhausenschen „Nachwirkungserscheinungen“ sehr komplizieren würden.

2) E. Küster, Pathologische Pflanzenanatomie, pag. 49 ff. Jena 1903.

der Ansicht, daß „das Auftreten solcher Hemmungsbildungen keineswegs die Fähigkeit der Pflanzen und Blätter nachweist, die Ausbildung ihres Assimilationsparenchyms in selbstregulatrischer Weise den gegebenen Lichtintensitäten anzupassen (Haberlandt, Physiologische Pflanzenanatomie)“.

Wenn es auch schon von vornherein wenig wahrscheinlich ist, daß eine so verbreitete Formbildung, wie die der Schattenblätter, eine zwecklose sein sollte, so dürfte das Verhalten der Sonnen- und Schattensämlinge von Fagus silvatica den unzweifelhaften Beweis erbringen, daß unter Umständen auch das Schattenblatt eine „weitere Ausdifferenzierung“ erfahren kann. Meiner Ansicht nach sind also die Schattenblätter genau so als zweckentsprechende Einrichtungen anzusehen wie die Sonnenblätter[1]).

4. Kapitel.

Licht- und Schattenblätter der Keimpflanzen.

Die erste der in der Einleitung aufgeworfenen Fragen bleibt noch zu erledigen, wie sich nämlich der direkte Einfluß des Lichtes auf die Blätter bemerkbar macht, wenn man die von Nordhausen beobachteten „Nachwirkungserscheinungen früherer Vegetationsperioden“ ausschaltet.

Wenn sich nun auch die anatomische Struktur der Sämlingsblätter als in bestimmter Weise erblich fixiert erwiesen hatte, so lehren doch die betreffenden Untersuchungen, daß in gewissen Grenzen Modifikationen möglich sind.

Die Sonnen- und Schattensämlinge folgender Bäume untersuchte ich:

Fagus silvatica, Carpinus betulus,
Quercus sessiliflora, Acer pseudoplatanus.
Alnus glutinosa,

Der Übersicht wegen sind in der Tabelle 22 die Zahlen für die Primärblätter der Sonnen- und Schattensämlinge zusammengestellt. In der Tabelle bedeutet O, wie auch im folgenden, das Primärblatt des Sonnensämlings, A das des Schattensämlings.

1) Es soll damit natürlich nicht behauptet werden, daß stets bei der Rückkehr zu anatomischen oder morphologischen Jugendformen die Zweckmäßigkeit als ausschlaggebender Faktor zu betrachten ist. Wie Goebel (Organographie, pag. 151) sagt, können sie zweckmäßig sein (wie in unserem Falle), brauchen es aber nicht zu sein.

Tabelle 22.

		1	2	3	4	5	6	7	8
		Blattdicke in μ	Dicke des Palisadenparenchyms in μ	Dicke des Schwammparenchyms in μ	Mesophyllquotient	Anzahl der Epidermiszellen auf 1 qmm der Oberseite	Anzahl der Epidermiszellen auf 1 qmm der Unterseite	Anzahl der Stomata auf 1 qmm	Länge der Nervatur in mm auf 1 qmm
Fagus silvatica	O	63	20	25	0,80	1 188	1 875	188	7,0
	A	85	23	42	0,55	900	1 688	225	6,6
Quercus sessiliflora	O	93	32	39	0,82	1 321	2 570	469	11,7
	A	96	33	43	0,77	1 023	1 025	256	9,6
Alnus glutinosa	O	139	52	52	1,00	1 944	2 551	364	4,9
	A	69	18	27	0,67	1 336	1 580	243	2,5
Carpinus betulus	O	129	45	48	0,94	425	1 093	146	5,3
	A	81	26	28	0,93	365	729	122	4,7
Acer pseudoplatanus	O	164	59	67	0,88	788	—	200	4,3
	A	101	28	42	0,67	750	—	180	3,9

D'e Unterschiede zwischen den Blättern O und A sind nach der Tabelle in einigen Fällen recht erheblich. Es ist aber hierbei zu berücksichtigen, daß die Vegetationsbedingungen für die unterschiedenen Sämlingsarten die denkbar heterogensten sind, bei dem einen Sämling intensive Insolation und daher starke Transpiration, die auch noch durch den luftigen und trockenen Standort vergrößert wird, bei dem anderen der möglichst tiefe Waldesschatten, wo die Transpiration außerdem durch die große Nähe des feuchten Waldbodens und durch die geschützte windstille Lage noch weiter erschwert wird.

Das wichtigste Unterscheidungsmerkmal der Blätter O und A bieten die Mesophyllquotienten. Sämtliche Blätter A haben einen kleineren Mesophyllquotienten als die zugehörigen Blätter O, d. h. also die Blätter mit verstärkter Beleuchtung und erleichterter Transpiration entwickeln ihr Schwammparenchym im Verhältnis zum Palisadenparenchym geringer als die Blätter mit schwacher Beleuchtung und erschwerter Transpiration. Diese Erscheinung tritt bei Fagus silvatica und Quercus sessiliflora so stark hervor, daß hier das Blatt A dicker wird als das Blatt O durch die erhebliche Verdickung des Schwammgewebes. Bei Fagus silvatica kommt es sogar zur Mehrbildung einer Schicht flacher Sternzellen. Auch die Zahl der Spaltöffnungen ist hier größer als beim Blatt O, während es sonst stets umgekehrt ist. Es ergibt sich somit die überraschende Tatsache, daß sich die Buchensämlinge im abgeschwächten Lichte zunächst besser entwickeln als im ungeschwächt

auffallenden Sonnenlicht. In der Kultur müßte also eine künstliche Beschattung der Sämlinge sich als durchaus vorteilhaft erweisen. In der Tat ist dies eine der praktischen Forstwissenschaft längst bekannte geläufige Erscheinung[1]); insbesondere erwies sich für Buchen und für Koniferensämlinge eine künstlich hergestellter Halbschatten als von höchstem Nutzen. Erst im 2. Lebensjahr pflegt man dann die jungen Pflanzen in ein vollbesonntes Saatbeet umzupflanzen (so die Coniferensämlinge in den Späth'schen Baumschulen in Baumschulenweg bei Berlin), während man der hohen Kosten wegen bei den anderen Sämlingen davon absieht.

Die außerordentliche Vermehrung des Schwammparenchyms beim Primärblatt des Schattensämlings der Rotbuche kann natürlich nur den Zweck haben, die transpiratorische Oberfläche zu erhöhen, um im Verein mit der Vermehrung der Spaltöffnungen, die den Gasaustausch erleichtert, die Größe der Transpiration zu erhöhen und der Pflanze so günstigere Vegetationsbedingungen zu schaffen[2]). Die Buche ist ja wie kein anderer Baum durch die Fähigkeit bekannt, sich den allerextremsten Vegetationsbedingungen anzupassen.

Das Prinzip der Sämlingsblätter, in der Sonne die Ausbildung des Schwammparenchyms gegenüber der des Palisadenparenchyms zu vernachlässigen, im Schatten aber das Umgekehrte eintreten zu lassen, möchte ich als den wichtigsten Unterschied zwischen den Primärblättern von Licht- und Schattensämlingen hinstellen. Die Verschiedenheiten in der Anzahl und Form der Epidermiszellen, der Anzahl der Spaltöffnungen und der Länge der Nervatur sind wenig erheblich. Die Zahlen für die Primärblätter der Lichtsämlinge sind in allen Fällen die größeren, mit alleiniger Ausnahme der Anzahl der Stomata bei Fagus silvatica. Da auch die Dickenverhältnisse, abgesehen von Fagus silvatica und Quercus sessilifolia, bei den Sonnensämlingen günstiger sind, so ist also im allgemeinen der Entwicklungszustand derselben mehr oder weniger in der Richtung auf die spätere Fortbildung zum normalen Lichtblatt beeinflußt.

Die Frage nach der direkten Einwirkung des Lichtes auf die Ausbildung der Sämlingsblätter ist demnach wie folgt zu beantworten:

Durch starke Insolation, verbunden mit einer Erhöhung der Transpiration, wird bei den Primärblättern der Sämlinge

1) Nördlinger, Deutsche Forstbotanik, Bd. II, pag. 282. Stuttgart 1876.

2) Nach den Untersuchungen Haberlandt's (Die Schutzeinrichtungen in der Entwicklung der Keimpflanze, pag. 88 ff. Wien 1877) sind auch die Keimblätter der Sämlinge so gebaut, daß die Transpirationsgröße nach Möglichkeit erhöht wird.

1. das Bestreben hervorgerufen, das Schwammparenchym im Verhältnis zum Palisadenparenchym geringer auszubilden, und

2. der Entwicklungszustand der Blätter in der Richtung auf die Fortbildung zum späteren Sonnenblatt mehr oder weniger beeinflußt.

Resultate.

1. Das Primärblatt des Sämlings ist in seiner anatomischen Struktur abweichend von den „normalen" Blättern der erwachsenen Pflanze gebaut und seinen natürlichen Lebensbedingungen angepaßt.

2. Das „normale" Sonnenblatt der untersuchten Bäume und Sträucher ist das Produkt einer mehrjährigen Entwicklung. Sein erstes Auftreten ist an ein bestimmtes Alter der Pflanze gebunden.

3. Die vom „normalen" Sonnenblatt abweichende anatomische Struktur beim Primärblatt des Lichtsämlings ist zu erklären als die erblich fixierte anatomische Jugendform des normalen Blattes.

4. Bei den untersuchten Pflanzen zeigt das Primärblatt des Lichtsämlings eine mehr (Fagus) oder weniger (Acer, Carpinus, Tilia) weitgehende Übereinstimmung in seiner anatomischen Struktur mit dem Schattenblatt des erwachsenen Baumes oder Strauches.

5. Die Schattenblätter der erwachsenen Bäume und Sträucher sind nicht eigentlich neuartige Blattformen, sondern nur eine durch bestimmte Vegetationsverhältnisse hervorgerufene zweckmäßige Wiederholung oder Weiterbildung anatomischer Jugendformen.

6. Durch starke Insolation, verbunden mit einer Erhöhung der Transpiration, wird bei den Primärblättern der Sämlinge

1. das Bestreben hervorgerufen, das Schwammparenchym im Verhältnis zum Palisadenparenchym geringer auszubilden, und
2. der Entwicklungszustand der Blätter in der Richtung auf die Fortbildung zum späteren Sonnenblatt mehr oder weniger beeinflußt.

Die vorliegende Arbeit wurde auf Veranlassung und unter der Leitung des Herrn Prof. Dr. W. Magnus angefertigt, dem ich für sein freundliches Wohlwollen und für das meiner Arbeit erwiesene Interesse zu allergrößtem Danke verpflichtet bin. Herrn Geh. Reg.-Rat Prof. Dr. L. Kny und Herrn Prof. Dr. Baur danke ich für die freundliche Erlaubnis, in ihrem Institute arbeiten zu dürfen.

Figurenerklärung zu Tafel VI—VIII.

(Erklärung der Abkürzungen s. pag. 235.)

Fig. 1. Fagus silvatica, Blatt O (e), Querschnitt.
„ 9. „ „ „ A (e), „
„ 3. „ „ „ O (1,a), „
„ 4. „ „ „ A (1), „
„ 5. „ „ „ O (3), „
„ 6. „ „ „ A (3), „
„ 7. „ „ „ O (1, b), „
„ 8. „ „ „ O (6), „
„ 9. „ „ „ O (e), untere Epidermis.
„ 10. „ „ „ O (e), obere „
„ 11. „ „ „ O (15), Querschnitt.
„ 12. „ „ „ A (1\, obere Epidermis.
„ 13. „ „ „ A (1), untere „
„ 14. „ „ „ O (1, a), obere „
„ 15. „ „ „ O (1, a), untere „
„ 16. „ „ „ A (e), obere „
„ 17. „ „ „ A (e), untere „
„ 18. „ „ „ O (1, b) obere „
„ 19. „ „ „ O (1, b) untere „
„ 20. „ „ „ O (e), Schwammparenchym (Flächenschnitt).
„ 21. „ „ „ O (1, a) „ „
„ 22. „ „ „ O (1, b) „ „
„ 23. „ „ „ A (e), „ „
„ 24. „ „ „ A (1), „ „
„ 25. „ „ „ A (3), „ „
„ 26. „ „ „ O (3), „ „
„ 27. „ „ „ O (6), „ „
„ 28. „ „ „ O (15), „ „
„ 29. Quercus sessiliflora, Blatt O (e), Querschnitt.
„ 30. „ „ „ A (e), „
„ 31. „ „ „ O (1, a), „
„ 32. „ „ „ A (1), „
„ 33. „ „ „ O (1, b), „
„ 34. Ulmus campestris „ O (e), „
„ 35. „ „ „ A (e), „
„ 36. „ „ „ O (1, a), „
„ 37. „ „ „ O (1, b), „
„ 38. Alnus glutinosa, Blatt A (e), Teil des Querschnitts.
„ 39. „ „ „ O (e), Querschnitt.
„ 40. „ „ „ A (e). „
„ 41. „ „ „ O (1, a), „
„ 42. „ „ „ A (1), „
„ 43. „ „ „ O (1, b), „

Fig. 44.	Carpinus betulus,	Blatt	O (e),	Querschnitt	
,, 45.	,, ,,	,,	A (e),	,,	
,, 46.	,, ,,	,,	O (1, a),	,,	
,, 47.	,, ,,	,,	A (1),	,,	
,, 48.	,, ,,	,,	O (1, b),	,,	
,, 49.	,, ,,	,,	O (e),	Schwammparenchym	(Flächenschnitt).
,, 50.	,, ,,	,,	A (e),	,,	,,
,, 51.	,, ,,	,,	A (1),	,,	,,
,, 52.	,, ,,	,,	O (1, a),	,,	,,
,, 53.	,, ,,	,,	O (1, b),	,,	,,
,, 54.	Acer pseudoplatanus,	Blatt	O (e),	Querschnitt.	
,, 55.	,, ,,	,,	A (e),	,,	
,, 56.	,, ,,	,,	A (1),	,,	
,, 57.	,, ,,	,,	O (1, a),	,,	
,, 58.	,, ,,	,,	O (1, b),	,,	
,, 59.	Fraxinus excelsior,	Blatt	O (e),	Querschnitt.	
,, 60.	,, ,,	,,	A (e),	,,	
,, 61.	,, ,,	,,	O (1,b),	,,	
,, 62.	,, ,,	,,	O (1,b),	obere Epidermis.	
,, 63.	,, ,,	,,	O (1,b),	untere ,,	
,, 64.	,, ,,	,,	O (e),	obere ,,	
,, 65.	,, ,,	,,	O (1, a),	,, ,,	
,, 66.	,, ,,	,,	A (e),	,, ,,	
,, 67.	,, ,,	,,	O (e),	untere ,,	
,, 68.	,, ,,	,,	O (1, a),	,, ,,	
,, 69.	,, ,,	,,	A (e),	,, ,,	
,, 70.	,, ,,	,,	O (1,a),	Querschnitt.	
,, 71.	Sambucus nigra	,,	O (1,a),	,,	
,, 72.	Tilia platyphyllos	,,	O (e),	,,	
,, 73.	,, ,,	,,	A (e),	,,	
,, 74.	,, ,,	,,	O (1, a),	,,	
,, 75.	,, ,,	,,	O (1, b),	,,	
,, 76.	Sambucus nigra	,,	O (e),	,,	
,, 77.	,, ,,	,,	A (e),	,,	
,, 78.	,, ,,	,,	O (1, b),	,,	
,, 79.	Cornus mas	,,	O (e),	,,	
,, 80.	,, ,,	,,	A (e),	,,	
,, 81.	,, ,,	,,	O (1, a),	,,	
,, 82.	,, ,,	,,	O (1, b),	,,	
,, 83.	Berberis vulgaris	,,	O (e),	,,	
,, 84.	,, ,,	,,	A (e),	,,	
,, 85.	,, ,,	,,	O (1, a),	,,	
,, 86.	,, ,,	,,	O (1, b).	,,	

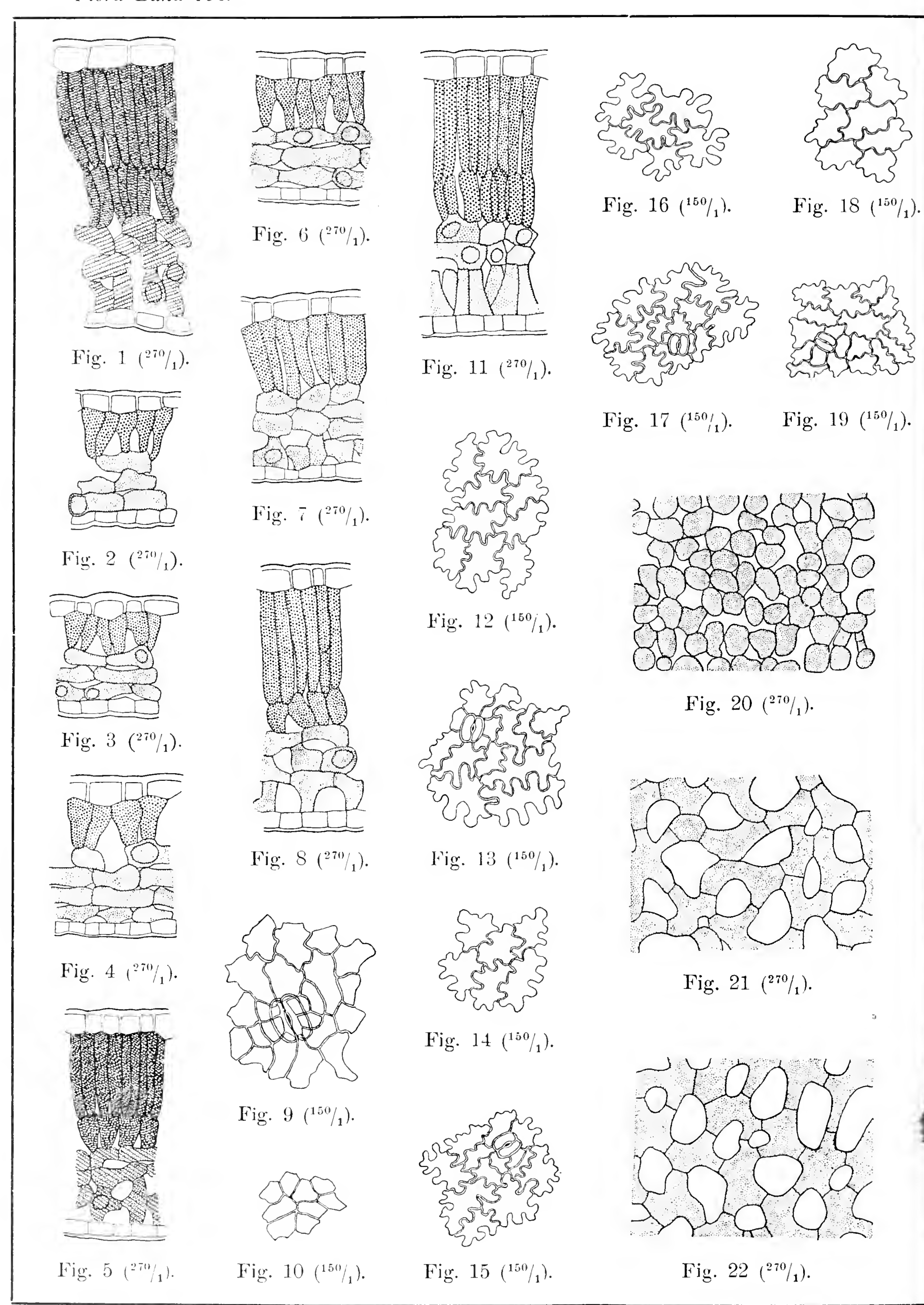


Fig. 1 ($^{270}/_1$). Fig. 2 ($^{270}/_1$). Fig. 3 ($^{270}/_1$). Fig. 4 ($^{270}/_1$). Fig. 5 ($^{270}/_1$). Fig. 6 ($^{270}/_1$). Fig. 7 ($^{270}/_1$). Fig. 8 ($^{270}/_1$). Fig. 9 ($^{150}/_1$). Fig. 10 ($^{150}/_1$). Fig. 11 ($^{270}/_1$). Fig. 12 ($^{150}/_1$). Fig. 13 ($^{150}/_1$). Fig. 14 ($^{150}/_1$). Fig. 15 ($^{150}/_1$). Fig. 16 ($^{150}/_1$). Fig. 17 ($^{150}/_1$). Fig. 18 ($^{150}/_1$). Fig. 19 ($^{150}/_1$). Fig. 20 ($^{270}/_1$). Fig. 21 ($^{270}/_1$). Fig. 22 ($^{270}/_1$).

Schramm.

Verlag von Gust

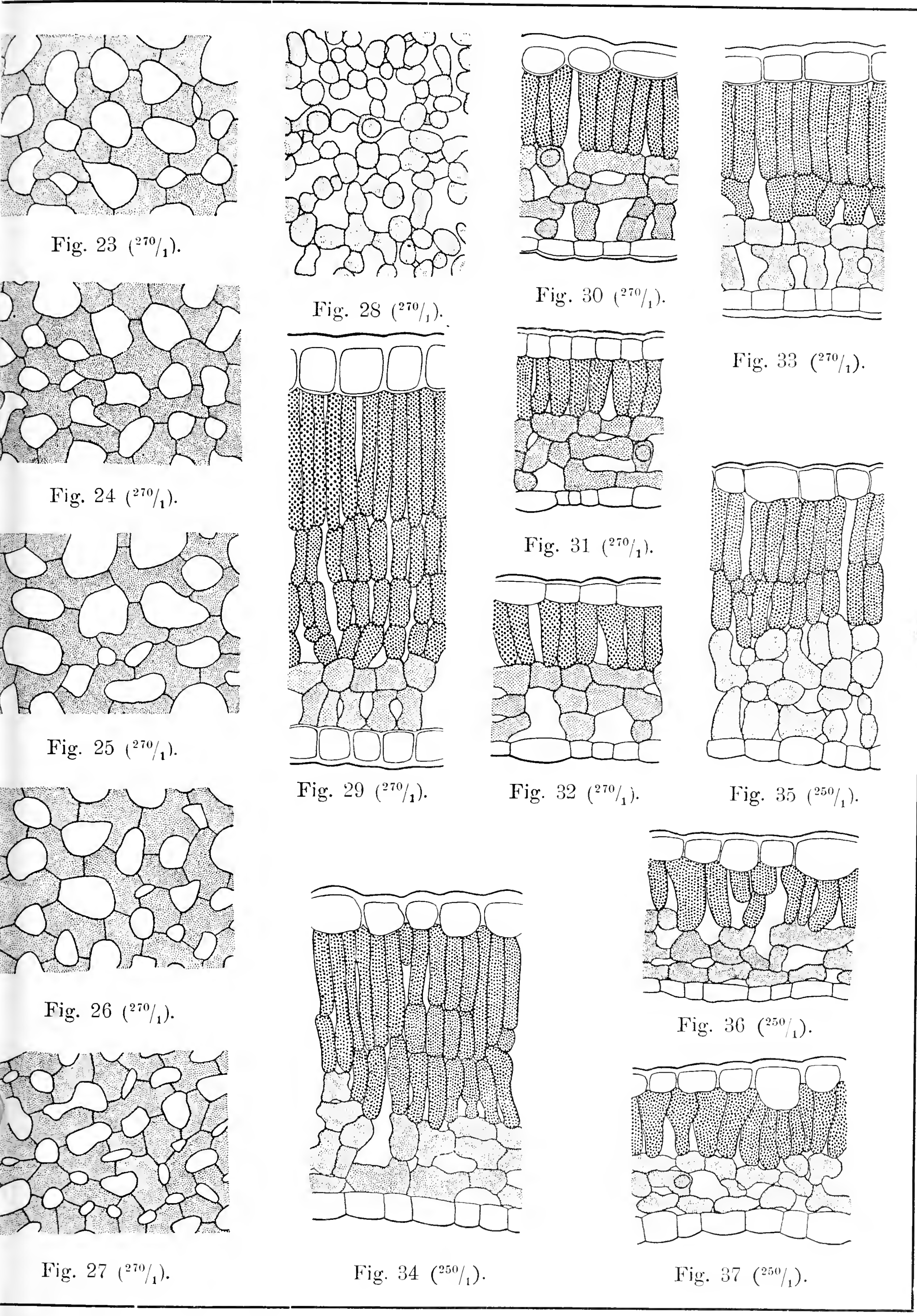


Fig. 23 ($^{270}/_1$).

Fig. 24 ($^{270}/_1$).

Fig. 25 ($^{270}/_1$).

Fig. 26 ($^{270}/_1$).

Fig. 27 ($^{270}/_1$).

Fig. 28 ($^{270}/_1$).

Fig. 29 ($^{270}/_1$).

Fig. 30 ($^{270}/_1$).

Fig. 31 ($^{270}/_1$).

Fig. 32 ($^{270}/_1$).

Fig. 33 ($^{270}/_1$).

Fig. 34 ($^{250}/_1$).

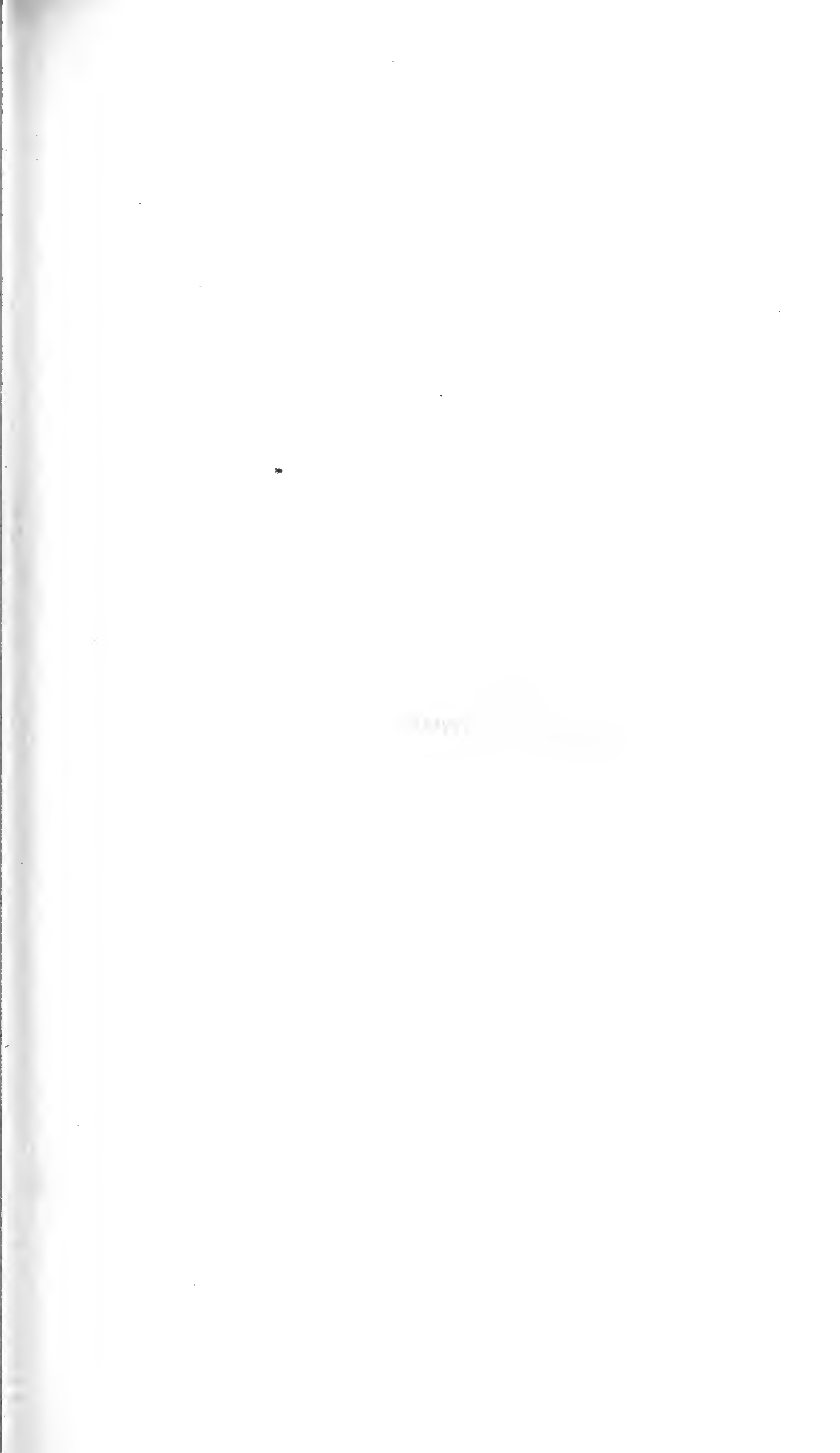
Fig. 35 ($^{250}/_1$).

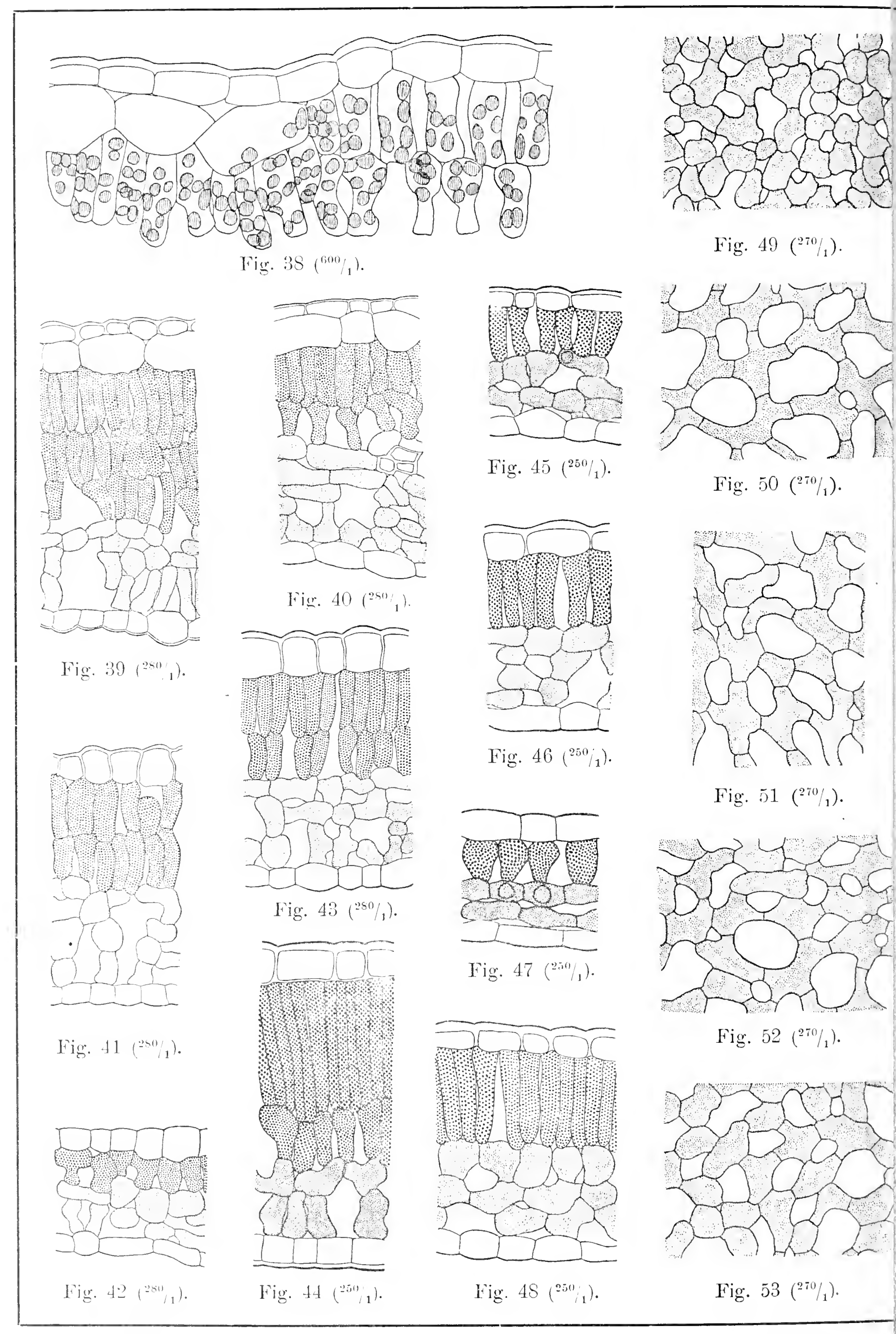
Fig. 36 ($^{250}/_1$).

Fig. 37 ($^{250}/_1$).

scher in Jena.







Schramm.

Verlag von G

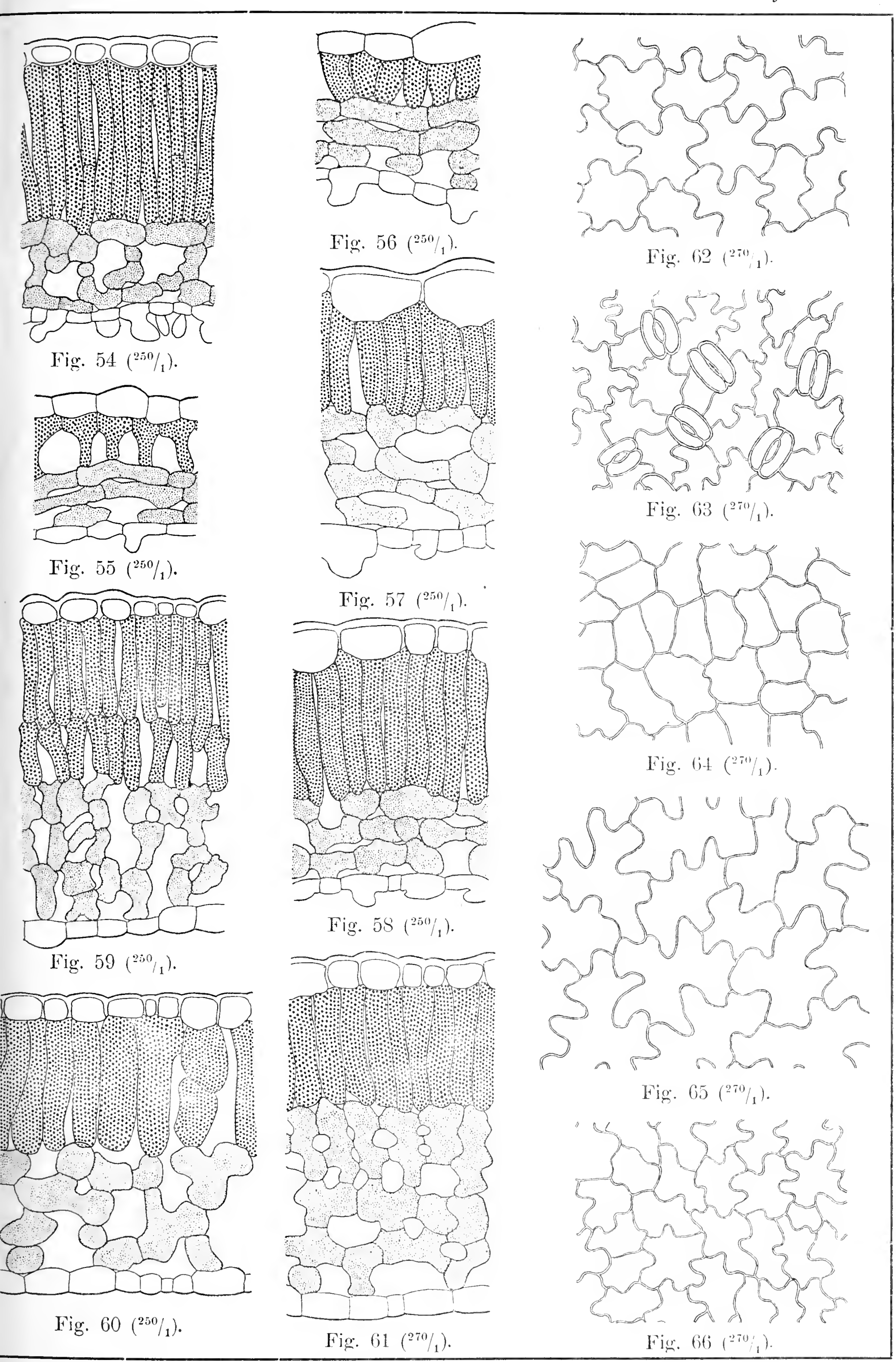


Fig. 54 ($^{250}/_1$).

Fig. 55 ($^{250}/_1$).

Fig. 56 ($^{250}/_1$).

Fig. 57 ($^{250}/_1$).

Fig. 58 ($^{250}/_1$).

Fig. 59 ($^{250}/_1$).

Fig. 60 ($^{250}/_1$).

Fig. 61 ($^{270}/_1$).

Fig. 62 ($^{270}/_1$).

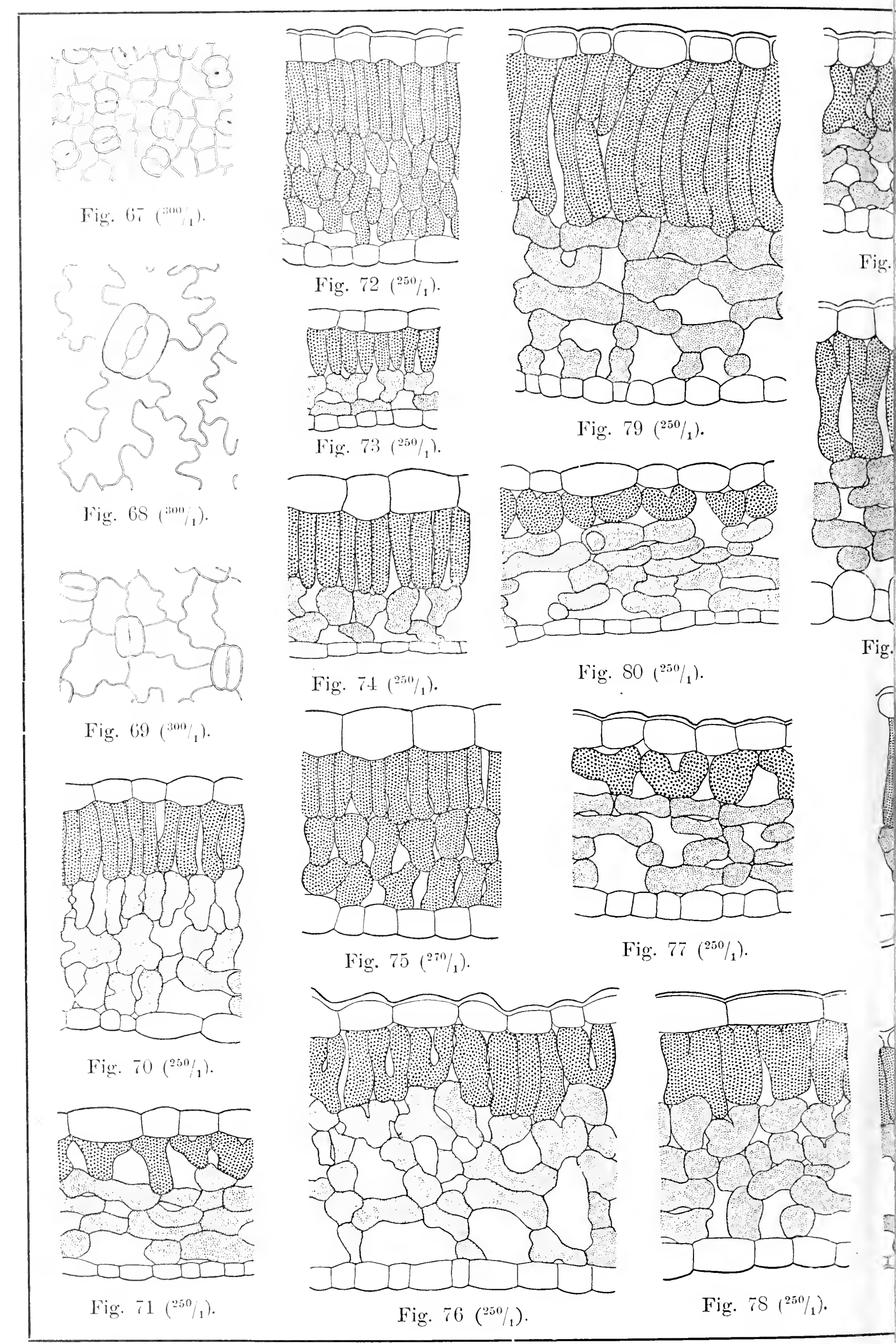
Fig. 63 ($^{270}/_1$).

Fig. 64 ($^{270}/_1$).

Fig. 65 ($^{270}/_1$).

Fig. 66 ($^{270}/_1$).

ischer in Jena.


Fig. 67 (300/1).
Fig. 68 (300/1).
Fig. 69 (300/1).
Fig. 70 (250/1).
Fig. 71 (250/1).
Fig. 72 (250/1).
Fig. 73 (250/1).
Fig. 74 (250/1).
Fig. 75 (270/1).
Fig. 76 (250/1).
Fig. 77 (250/1).
Fig. 78 (250/1).
Fig. 79 (250/1).
Fig. 80 (250/1).

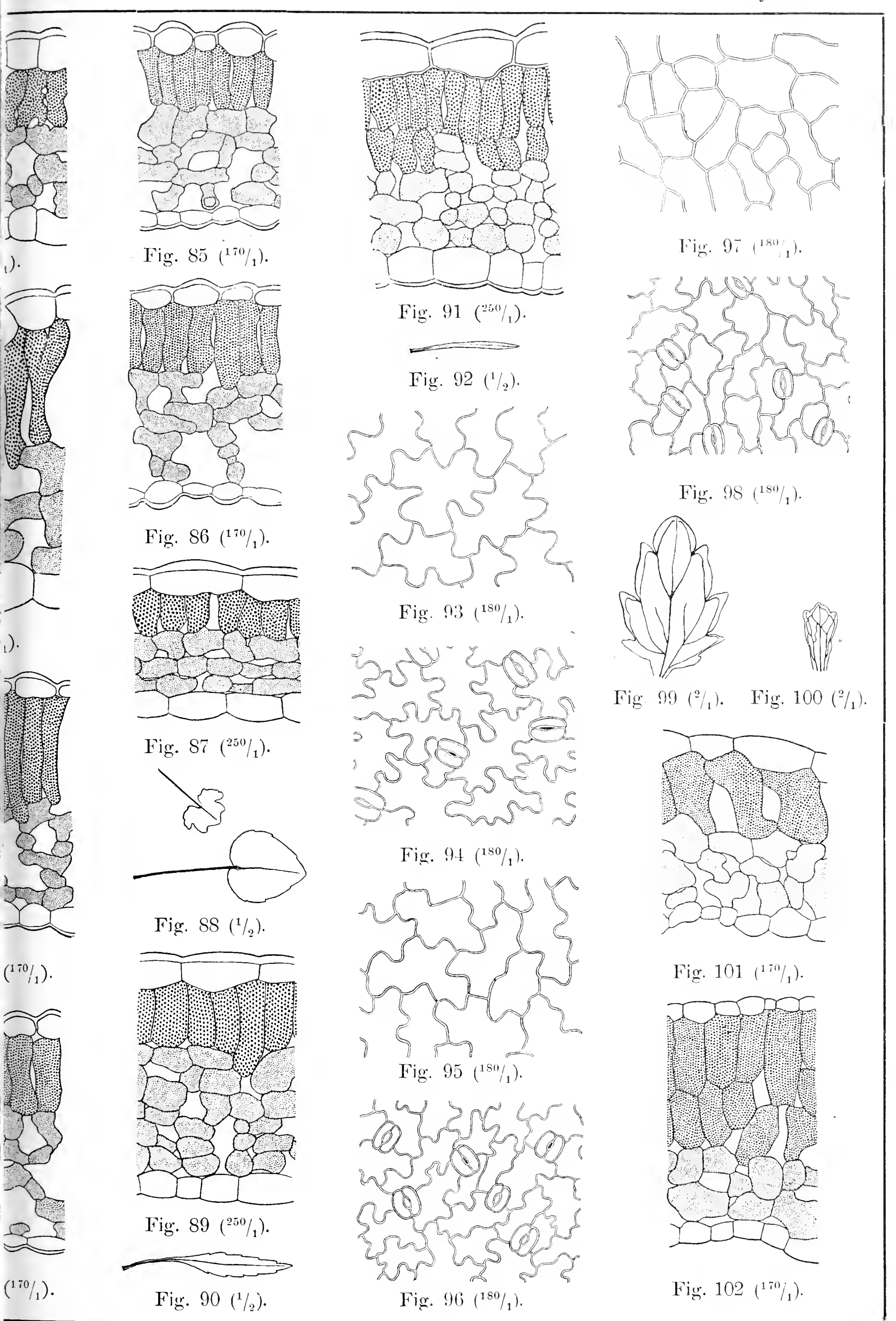


Fig. 85 ($^{170}/_{1}$). Fig. 86 ($^{170}/_{1}$). Fig. 87 ($^{250}/_{1}$). Fig. 88 ($^{1}/_{2}$). Fig. 89 ($^{250}/_{1}$). Fig. 90 ($^{1}/_{2}$).

Fig. 91 ($^{250}/_{1}$). Fig. 92 ($^{1}/_{2}$). Fig. 93 ($^{180}/_{1}$). Fig. 94 ($^{180}/_{1}$). Fig. 95 ($^{180}/_{1}$). Fig. 96 ($^{180}/_{1}$).

Fig. 97 ($^{180}/_{1}$). Fig. 98 ($^{180}/_{1}$). Fig. 99 ($^{2}/_{1}$). Fig. 100 ($^{2}/_{1}$). Fig. 101 ($^{170}/_{1}$). Fig. 102 ($^{170}/_{1}$).

'ischer in Jena.

Fig. 87.	Campanula rotund.,	Blatt	Jf.[1]),	Querschnitt.
,, 88.	,, ,,	,,	,,	Umriß.
,, 89.	,, ,,	,,	Üf.,	Querschnitt.
,, 90.	,, ,,	,,	,,	Umriß.
,, 91.	,, ,,	,,	Bf.,	Querschnitt.
,, 92.	,, ,,	,,	,,	Umriß.
,, 93.	,, ,,	,,	Jf.,	obere Epidermis.
,, 94.	,, ,,	,,	,,	untere ,,
,, 95.	,, ,,	,,	Üf.,	obere ,,
,, 96.	,, ,,	,,	,,	untere ,,
,, 97.	,, ,,	,,	Bf.,	obere ,,
,, 98.	,, ,,	,,	,,	untere ,,
,, 99.	Euphrasia pratensis	,,	Bf.,	Umriß.
,, 100.	,, ,,	,,	Jf.,	,,
,, 101.	,, ,,	,,	,,	Querschnitt.
,, 102.	,, ,,	,,	Bf.,	,,

1) Es bedeutet: Jf. = Jugendform, Üf. = Übergangsform, Bf. = Blüteform.

Die Gestalt der Blattstiele der Eichhornia crassipes (Mart.) Solms in ihrer Abhängigkeit von verschiedenen Faktoren.

Von **K. Boresch.**

(Mit Tafel IX und 3 Abbildungen im Text.)

Eichhornia crassipes (Mart.) Solms ist in ihrer Heimat, dem tropischen und subtropischen Amerika, ein allenthalben verbreitetes Unkraut. Vermöge ihrer Raschwüchsigkeit und der Bildung zahlreicher Bereicherungssprosse überzieht sie, im Siege über ihre Schwesterart, die Eichhornia azurea, in kurzer Zeit weite Flächen sumpfiger Gewässer. „Sie schwimmt entweder ganz und gar frei auf dem Wasser oder wurzelt bei seichtem Wasserstand im Schlamm. Im ersteren Falle sind die Blattstiele sehr stark angeschwollen und fungieren als Schwimmblasen . . . . Bei der wurzelnden Form bildet die Scheinachse ein kriechendes Rhizom, die Blütenstiele[1]) sind viel länger und wenig verdickt. Bereicherungssprosse scheint dieselbe seltener zu bilden“[2]).

Dieses verschiedene Aussehen der Eichhornia crassipes erwähnt auch Goebel[3]). „Die Anschwellung der Blattstiele verschwindet, wenn man die Pflanze als Landpflanze zieht.“ Auch mit zunehmendem Alter verschwinden nach Goebel die Anschwellungen immer mehr und die Blattstiele werden annähernd zylindrisch. Hiernach wäre also an ihrer Gestaltung auch ein innerer Faktor mitbeteiligt, der zur Ausbildung einer von der älteren Pflanze abweichenden Jugendform führt.

Auch an den in unseren Gewächshäusern kultivierten Exemplaren der Eichhornia crassipes fällt ohne weiteres die Mannigfaltigkeit in der Gestaltung des gewöhnlich blasigen Blattstieles auf und es liegt die Vermutung nahe, daß die Form der Blattstiele nicht allein von dem Umstande abhänge, ob die Pflanze freischwimme oder festgewurzelt

---

1) Soll wohl heißen „Blattstiele“.

2) S. Schönland, in Engler-Prantl, Die natürlichen Pflanzenfamilien, II, 4, pag. 73, 1888.

3) K. Goebel, Pflanzenbiologische Schilderungen, I, pag. 5 (1889), II, 2, pag. 254 (1893); Abbildung Taf. IX, Fig. 3.

sei, sondern daß wohl auch noch andere Faktoren mitbestimmend sein dürften. Diese ausfindig zu machen und in ihrer Wirkung zu studieren, war das Ziel meiner Versuche, über welche ich im nachstehenden berichte.

In einem im Warmhause in relativ bester Beleuchtung stehenden Aquarium mit hoher Erdfüllung hatte die Eichhornia crassipes den Winter überdauert; die im Bodengrunde festgewurzelten Pflanzen hatten abgeblüht und besaßen eine bleiche, gelbgrüne Färbung, ihre Blattstiele waren lang, kaum blasig aufgetrieben; Pflanzen solcher Art sind in den Versuchsprotokollen als Form I angeführt. Im Frühjahr wurde nun ein Teil dieser Eichhornien in ein tiefes Freilandbassin übertragen, in welchem sich diese Pflanzen alsbald üppig vermehrten und ein ganz abweichendes Aussehen erlangten; die tiefgrün gefärbten neugebildeten Blätter besaßen stark verkürzte, annähernd kugelige Blattstiele. So gestaltete Pflanzen sind in den Versuchsnotizen als Form II angegeben.

Dieses Pflanzenmaterial wurde nun unter verschiedene, äußere Bedingungen gebracht, deren Einfluß durch Messung der Länge und des größten Umfanges des Blattstieles eines jeden neugebildeten Blattes zahlenmäßig festgestellt wurde. Die Länge des Blattstieles vom Blattgrunde bis zur Ansatzstelle der Spreite wurde durch Zirkelspannung, sein Umfang an der Stelle der größten Erweiterung durch einen herumgelegten und sodann auf einen Maßstab aufgelegten Faden gemessen. Um die Versuche möglichst wenig zu stören, wurden stets mehrere neugebildete Blätter auf einmal gemessen mit Ausnahme der noch in Streckung begriffenen jüngsten; die Aufeinanderfolge der Blätter läßt sich leicht feststellen und eine Markierung des letzten gemessenen Blattes schließt einen Irrtum im Einsetzen der Messung der nächsten Gruppe von Blättern aus.

In den Versuchstabellen (pag. 306 ff.) ist unter Bl das Blatt angeführt, dessen Maße, die Blattstiellänge L und der größte Blattstielumfang U rechts davon eingetragen sind. L/U ist die Verhältniszahl zwischen Länge und größtem Umfang des Blattstieles; ihre Einführung trägt zur Übersichtlichkeit der Resultate sehr bei, indem ebenso ein Wachsen von L wie auch eine Abnahme von U, ob sie nun einzeln oder wie gewöhnlich zusammen auftreten, ein Wachsen der Verhältniszahl bedingen.

In der graphischen Darstellung der Versuche (pag. 304 u. 305) sind auf der Abszisse die Blätter eingetragen, deren Maße L und U, sowie deren Verhältniszahlen L/U als Ordinaten eingezeichnet sind. Die Verbindungs-

linie der oberen Endpunkte der als Ordinaten aufgetragenen Blattstiellängen ist ausgezogen, die punktierte Linie gibt die größten Blattstielumfänge an, die gestrichelte die Verhältniszahlen von L : U; der Doppelpfeil ↕ zeigt Vertauschung der Beleuchtungsverhältnisse an.

Von den zahlreichen angestellten Versuchen seien folgende im Sommer 1911 ausgeführte mitgeteilt, deren Resultate tabellarisch und meist auch graphisch dargestellt sind.

1. Versuch. Ein geräumiges viereckiges Aquarium mit ca. 2 cm hoher Bodenfüllung und ca. 30 cm Wasserhöhe wurde durch eine leichte, durch ein Drahtgestell gestützte Hülle aus Pergamentpapier zur Hälfte beschattet und in jede Hälfte je eine Pflanze der Form I und II (s. oben pag. 297) getan. Der Versuch wurde am 2. Juli 1911 im Warmhause auf einer sonnigen Stelle aufgestellt. Die Pflanzen schwammen völlig frei. Am 28. August wurde die Schattenhülle entfernt und über die bisher voll beleuchtete Pflanze aufgestellt (Zeichen hierfür in der graphischen Darstellung: ↕). (Hierzu Tab. 1, Versuch 1; graph. Darst., Versuch 1; Taf. IX, Fig. 1—2.)

2. Versuch. Ein geräumiges viereckiges Aquarium mit ca. 10 cm hoher Bodenfüllung und ca. 8 cm Wasserhöhe wurde wie im ersten Versuch zur Hälfte leicht beschattet und mit zwei Pflanzen der Form II versehen. Der Versuch wurde am 2. Juli 1911 im Warmhause unter den besten Beleuchtungsverhältnissen aufgestellt. Die Pflanzen waren Ende Juli eingewurzelt. Am 28. August wurde die Schattenhülle über die bisher voll beleuchteten Pflanzen aufgestellt. (Hierzu Tab. 2, Versuch 2; graph. Darst., Versuch 2; Taf. IX, Fig. 3 u. 4.)

3. Versuch. In zwei flache ca. 6 cm hohe Tonschalen, die bloß mit Erde angefüllt und ständig sehr feucht gehalten wurden, wurde je eine Eichhornia der Form II eingesetzt. Die eine Schale wurde durch eine Schattenhülle, wie oben, leicht beschattet. Der Versuch wurde am 2. Juli 1911 im Warmhause bei günstiger Beleuchtung aufgestellt. Am 28. August wurde die Schattenhülle über die bisher voll beleuchtete Pflanze gestülpt. (Hierzu Tab. 3, Versuch 3; Taf. IX, Fig. 5 u. 6.)

4. Versuch gleich dem 1. Versuch, wurde jedoch im Kalthaus aufgestellt und nur mit Eichhornien der Form II beschickt. Kein Wechsel in der Beleuchtung. (Hierzu Tab. 1, Versuch 4; graph. Darst., Versuch 4.)

5. Versuch gleich dem 2. Versuch, wurde jedoch im Kalthause aufgestellt. Kein Beleuchtungswechsel. (Hierzu Tab. 2, Versuch 5.)

6. Versuch. Ein erdgefülltes Kistchen, in das eine Eichhornia der Form I eingesetzt worden war, wurde in ein durch Bäume den

größten Teil des Tages über beschattetes Freilandbassin mittels Drähten eingehängt, so daß die Blattrosette sich über dem Wasserspiegel, der auf konstanter Höhe gehalten wurde, befand; eine andere Pflanze derselben Form II wurde auf der Wasseroberfläche frei schwimmen gelassen. Versuchsbeginn am 20. Juli 1911. (Hierzu Tab. 3, Versuch 6.)

Den Versuchen lassen sich nun folgende Resultate entnehmen:

Beeinflussung der Blattstielform durch die freie Schwimmlage bzw. Einwurzelung der Pflanze.

Schon oben (pag. 297) wurde mitgeteilt, daß Eichhornien mit langen schmächtigen Blattstielen (Form I), die in ein Freilandbassin verpflanzt, auf dem Wasserspiegel ganz und gar frei schwammen, alsbald Blätter mit völlig kugeligen Blattstielen ausbildeten, ein Verhalten, das im 6. Versuch (s. Tab. 3, Versuch 6) zahlenmäßig wiedergegeben ist; doch befanden sich die Pflanzen durch die Übertragung auch unter geänderten Licht- und Temperaturverhältnissen. Eine wesentliche Änderung dieser Faktoren ist bei der unbeschattet gebliebenen Eichhornia der Form I im 1. Versuch (s. Tab. 1, Versuch 1 u. graph. Darst., Versuch 1) ausgeschaltet und nichtsdestoweniger zeigt schon das erste unter den neuen Verhältnissen gebildete Blatt eine auffallende Verkürzung der Länge und Zunahme des Umfanges des nunmehr blasig aufgetriebenen Blattstieles. Die Eichhornia der Form I sinkt, auf die freie Wasseroberfläche gebracht, bis zur Hälfte der Blattstiele ins Wasser ein, sie hat ihr Schwimmvermögen eingebüßt, und so bedeutet die rasche Ausbildung der als Schwimmorgane funktionierenden blasigen Blattstiele eine schleunige Anpassung an die freie Schwimmlage[1]). — Aber auch die Umkehr dieser Veränderung, nämlich der Übergang von der Wasser- zur Landform, wurde experimentell und zwar an der unbeschatteten Pflanze des 2. und 3. Versuches (s. Tab. 2, 3; graph. Darst., Versuch 2) festgestellt, deren Blattstiele eine Streckung im Verein mit einer Verdünnung erfuhren; hierbei sind wohl auch tiefgreifende Veränderungen in der Ernährungsweise beteiligt, wie man nach den viel stärkeren Wurzeln, mittels welcher sich die Pflanze nunmehr im Boden

1) Herr Geheimrat Goebel teilte mir in liebenswürdiger Weise brieflich mit, die Beobachtung, daß Pflanzen mit annähernd zylindrischen Blattstielen schlecht schwimmen, sei nur für Gewächshauspflanzen zutreffend. Überhaupt ist nach Goebel (l. c.) die biologische Bedeutung der Anschwellungen der Eichhorniablattstiele noch nicht genügend geklärt.

festwurzelt, schließen kann. Die Ausbildung der Landform vollzieht sich jedoch langsamer als die der Wasserform, deren Eigentümlichkeiten schon am ersten neugebildeten Blatte in ihrer vollen Größe in Erscheinung treten.

Einfluß der Lichtintensität.

Ein solcher wurde in den Versuchen 1, 2, 3, 4 und 5 (s. Tab. 1, Versuch 1 u. 4; Tab. 2, Versuch 2 u. 5, Tab. 3, Versuch 3; Taf. IX und graph. Darst.) festgestellt, in denen stets die eine der beiden zum Versuche verwendeten Eichhornien sich in dem leichten Schatten einer Hülle aus Pergamentpapier befand. Stärker beschattete Pflanzen vegetieren infolge der bedeutend herabgesetzten Assimilation und dem Mangel an Reservestoffen nur kümmerlich; in den beschriebenen Versuchen ist eine tiefgreifende Schädigung der im Schatten gedeihenden Eichhornien ausgeschlossen, die in der Zahl der ausgebildeten Blätter, wenn überhaupt, nur um ein bis zwei Blätter zurückblieben und auch Ausläufer, jedoch nicht in der Zahl wie ihre voll beleuchteten Vergleichspflanzen ausbildeten. — In allen Versuchen führt diese geringe Herabsetzung der Lichtintensität eine auffallende photomorphotische Wirkung herbei; die im Schatten sich entfaltenden Blätter sowohl der Land- als auch der Wasserform bilden gegenüber den Vergleichspflanzen allmählich bis zu einer bestimmten Grenze immer längere und schmächtigere Stiele aus. Die Lage dieser Grenze wie auch der Unterschied gegenüber den Vergleichspflanzen wird durch andere Faktoren sehr modifiziert, so daß die endliche Gestalt des Blattstieles als die Resultante verschiedener mit dem Lichtreiz kombinierter Reizeinflüsse anzusehen ist; so vor allem durch den Umstand, ob die Pflanzen freischwimmen oder im Bodengrunde festwurzeln. Im letzteren Falle ist bei den Pflanzen im Licht sowie im Schatten eine Streckung der Blattstiele zu beobachten, die bei der voll beleuchteten Pflanze durch die Einwurzelung allein bedingt, bei der beschatteten Pflanze durch die hinzugekommene Verringerung der Lichtintensität noch vergrößert wird (s. Versuch 2, 3, 5 in Tab. 2 u. 3 und graph. Darst., Versuch 2). Bei den freischwimmenden Pflanzen ruft daher diese Differenz in der Beleuchtungsstärke einen viel beträchtlicheren Unterschied in der Gestaltung der Blattstiele (Versuch 1 u. 4 auf Tab. 1 und graph. Darst.; Taf. IX, Fig. 1, 2) hervor. Der Einfluß der Lichtintensität wird durch die Versuche 1, 2 und 3 (s. besonders graph. Darst.) noch weiter bewiesen, in denen durch Übertragung der Schattenhülle von der bisher beschatteten Pflanze auf die

bis dahin unbeschattete Vergleichspflanze ein Wechsel in den Beleuchtungsverhältnissen herbeigeführt wurde. Die bis dahin unbeschattete Pflanze fängt nun an, allmählich längere und schmächtigere Blattstiele zu formen, während die Gegenpflanze zur Bildung der gedrungenen, blasigen Blattstiele langsam zurückkehrt. Diese soeben geschilderte Photomorphose gewinnt besonders dadurch an Interesse, daß eine verhältnismäßig geringe Reizänderung eine so auffallende morphogene Reaktion (Taf. IX, Fig. 2) auslöst.

Einfluß der Temperatur.

In den Versuchen 1 und 2 im Warmhause macht sich gegenüber den Versuchen 4 und 5 im Kalthause die stets um einige Grade höhere Temperatur des Warmhauses durchwegs in der größeren Länge der Blattstiele besonders der beschatteten und eingewurzelten Warmhauspflanzen bemerkbar. Den tiefsten Temperaturen in meinen Versuchen waren die Pflanzen des Versuches 6 (s. Tab. 3) ausgesetzt und diese hatten, trotzdem das Bassin den größten Teil des Tages über durch das Laubwerk der umstehenden Bäume beschattet war, unter allen Versuchspflanzen die kürzesten und dicksten Blattstiele, deren Gestalt sich der Kugelform sehr näherte, während die Blattstiele der im Glashause erwachsenen Pflanzen im besten Falle zu einer kurz ovalen Blase aufgetrieben waren [1]). Weiters tritt in den Kalthausversuchen 4 und 5 (s. Tab. 1 und 2; graph. Darst.) eine deutliche Parallelität zwischen dem Abfall der mittleren Temperaturen des Glashauses im Spätsommer und Herbst (s. Tab. 3, Temperatur) und der Abnahme der Blattstiellängen deutlich hervor. Und auch bei den einzelnen Versuchspflanzen dürften so manche mehr minder große scheinbar unvermittelt auftretende Unterschiede in den Dimensionen der Blattstiele zum Teil auf Temperaturschwankungen, die z. B. durch eine Reihe extrem heißer Tage oder eine plötzliche Abkühlung hervorgerufen wurden, zurückzuführen sein. Hier sei auch erwähnt, daß die in dem kühlen Sommer des Jahres 1910 angestellten Versuche wohl infolge der niedrigen

---

1) Obwohl die eine Eichhornia dieses Versuches im Freilandbassin eingewurzelt war, trat dennoch kein Unterschied gegenüber der freischwimmenden Vergleichspflanze auf. In einem andern Bassin aber, in welches schon zeitig im Frühjahr Eichhornien ausgesetzt worden waren, die zum Teil sich eingewurzelt hatten, zum Teil schwammen, trat ein solcher, wie er oben beschrieben wurde, im Verlaufe des Sommers auf. Den letzteren Fall habe ich jedoch nicht eingehend verfolgen können, so daß ich nicht beurteilen kann, welche Faktoren die Schuld an dem verschiedenen Ausfall tragen.

Temperatur nicht jene auffallenden Unterschiede an den Pflanzen zeigten, die sich heuer ergaben. —

Die Gestalt der Blattstiele der Eichhornia resultiert demnach aus dem komplizierten Zusammenwirken mehrerer Faktoren, es handelt sich um die Einflüsse von freier Schwimmlage bzw. Einwurzelung, um Licht- und Temperaturwirkungen, die in mannigfacher Weise miteinander interferierend die Gestalt des Blattstieles bestimmen. Einwurzelung, Beschattung und höhere Temperatur bewirken allgemein eine Streckung des Blattstieles, die gewöhnlich mit einer Abnahme seines Umfanges einhergeht. Auf alle diese verschiedenen Reize antwortet die Pflanze mit ein und derselben Reaktion, der Streckung des Blattstieles. Treten alle diese Faktoren zu vereinter, sich verstärkender Wirkung zusammen, dann kann es zu einem vollständigen Verschwinden der Blasen an den übermäßig verlängerten Blattstielen kommen; so erlangte eine Eichhornia, die in einem auf einem Südfenster stehenden Zimmeraquarium wurzelte, schließlich schmächtige Blattstiele von der beträchtlichen Länge von 34 cm, an denen sich nicht einmal eine Andeutung einer blasigen Auftreibung erkennen ließ. Solche Pflanzen bilden das eine Extrem und bieten naturgemäß ein ganz verändertes Habitusbild etwa gegenüber jenen Pflanzen des anderen Extrems, die in dem kühlen Freilandbassin frei schwimmend, fast völlig kugelrunde Blattstiele ausbildeten.

Freie Schwimmlage, volle Beleuchtung und niedere Temperatur bestimmen die Bildung blasiger Blattstiele und durch ihr Zusammentreten sich verstärkend bedingen sie das Zustandekommen des letzteren Extrems. Zwischen diesen beiden Extremen gibt es nun alle Übergänge je nach den Verhältnissen, unter denen sich das betreffende Blatt befindet. Die genannten Faktoren können sich ja nicht nur gegenseitig verstärken, sondern auch schwächen, und in dem komplizierten Ineinandergreifen dieser Faktoren kann einer die entscheidende Rolle in der Ausgestaltung des Blattstieles an sich reißen. — So dürfte auch die Eichhornia an ihren natürlichen Standorten ein sehr variables Aussehen hinsichtlich der Gestaltung ihrer Blattstiele darbieten; abgesehen von der schon in ihrer Bedeutung erkannten Einwurzelung bzw. freien Schwimmlage dürften auch Licht- und Temperatureinflüsse an der schließlichen Gestaltung der Blattstiele einen nicht zu unterschätzenden Anteil haben. Und auch der Verlust der Jugendform mit zunehmendem Alter, der in meinen Versuchen mit Gewächshauspflanzen

niemals zu beobachten war, dürfte hier wohl gleichfalls deutlich in Erscheinung treten.

Eine gesetzmäßige Abhängigkeit der Ausbildung der Blattspreite von den einwirkenden Faktoren ließ sich in diesen Versuchen nicht erkennen.

Die mikroskopische Untersuchung ergab, daß im Querschnitt die dünnen Blattstiele eine, wenn auch nicht bedeutende Abnahme der Zahl der Lufträume aufweisen, daß aber besonders die Querdimensionen derselben verringert erscheinen. Auf Längsschnitten durch gestreckte Blattstiele läßt sich eine bedeutende Längenzunahme der Lufträume gegenüber denen in den blasigen Blattstielen feststellen. Mit der Streckung und Verdünnung der Blattstiele geht also auch eine solche der Lufträume einher.

Zusammenfassung.

Die Gestalt der Blattstiele von Eichhornia crassipes resultiert aus dem komplizierten Zusammenwirken verschiedener Faktoren. Einwurzelung (bei seichtem Wasserstand oder in nasser Erde), Beschattung und höhere Temperaturen bedingen eine Streckung der Blattstiele, die bis zum völligen Verschwinden der Blasen führen kann. Freie Schwimmlage, volle Beleuchtung und niedrigere Temperaturen bewirken eine kugeligblasige Auftreibung der Blattstiele. Zwischen diesen beiden Extremen gibt es alle Übergänge je nach der Prävalenz des einen oder anderen Faktors. Besonders die photomorphotische Wirkung macht sich in auffallender Weise geltend, indem schon eine verhältnismäßig geringe Herabsetzung der Lichtintensität große habituelle Unterschiede in der Gestaltung der Blattstiele hervorruft. Mit der Streckung derselben erfolgt auch eine solche der in ihrem Innern befindlichen Lufträume.

Prag, Pflanzenphysiologisches Institut der deutschen Universität.

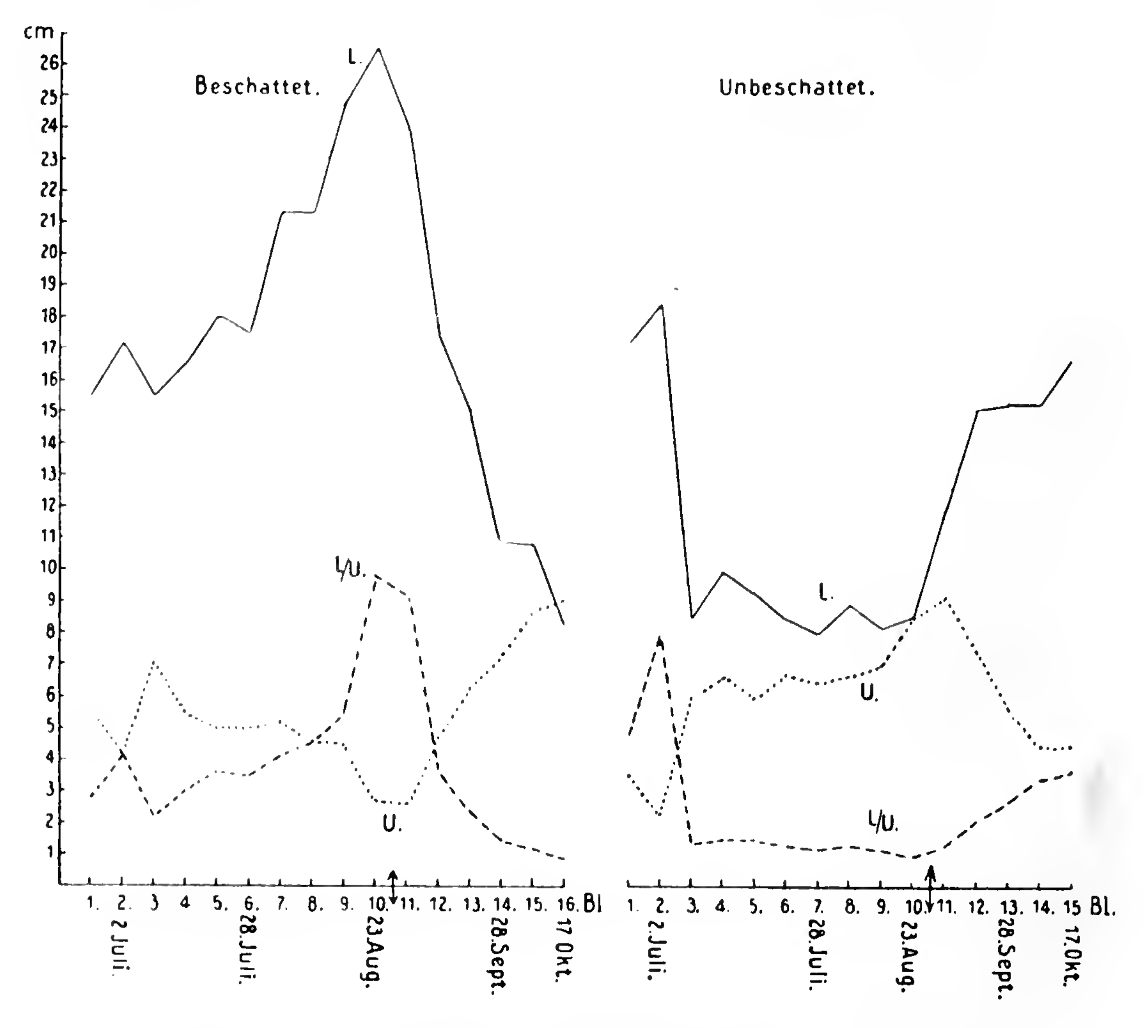
Figurenerklärung zu Tafel IX.

Fig. 1. Photographie des 1. Versuches (siehe pag. 298) vom 27. Juli 1911.
„ 2. „ „ 1. „ vom 28. August 1911.
„ 3. „ „ 2. „ (siehe pag. 298) vom 27. Juli 1911.
„ 4. „ „ 2. „ vom 28. August 1911.
„ 5. „ „ 3. „ (siehe pag. 298) vom 27. Juli 1911.
„ 6. „ „ 3. „ vom 28. August 1911.

In der Mitte einer jeden Figur ist ein Zentimetermaßstab zum Zwecke der Vergleichung abgebildet. In den Fig. 1, 2, 3 ist noch die Pergamentpapierhülle zu sehen, die zur Beschattung der unter ihr befindlichen Pflanzen diente. Die beschatteten Pflanzen befinden sich in den Fig. 1, 2 links, in den Fig. 3, 4, 5, 6 rechts im Bilde. Die Aufnahmen sind auch in den Tabellen mit „phot." unter Hinweis auf die betreffende Figur der Tafel IX vermerkt.

Graphische Darstellung einiger Versuchsergebnisse.

(Die Anordnung der Versuche, deren Resultate hier graphisch wiedergegeben sind, ist auf pag. 298 beschrieben.)



Versuch 1. Eichhornien freischwimmend (Warmhaus).

Zeichenerklärung. Auf der Abszisse sind die aufeinanderfolgenden Blätter (Bl) einer Pflanze aufgetragen. Die Länge (L) und der größte Umfang des Blattstieles (U) in cm, sowie das Verhältnis beider (L/U) werden durch Ordinaten dargestellt. Die unter einzelnen Blattzahlen stehenden Daten geben an, daß in diesem Zeitpunkt das betreffende Blatt das jüngste, ausgewachsene war. Der Doppelpfeil (↕) bezeichnet die Umkehrung der Beleuchtungsverhältnisse.



Fig. 1

Fig. 5



Fig. 2



Fig. 3

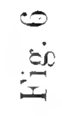


Fig. 6

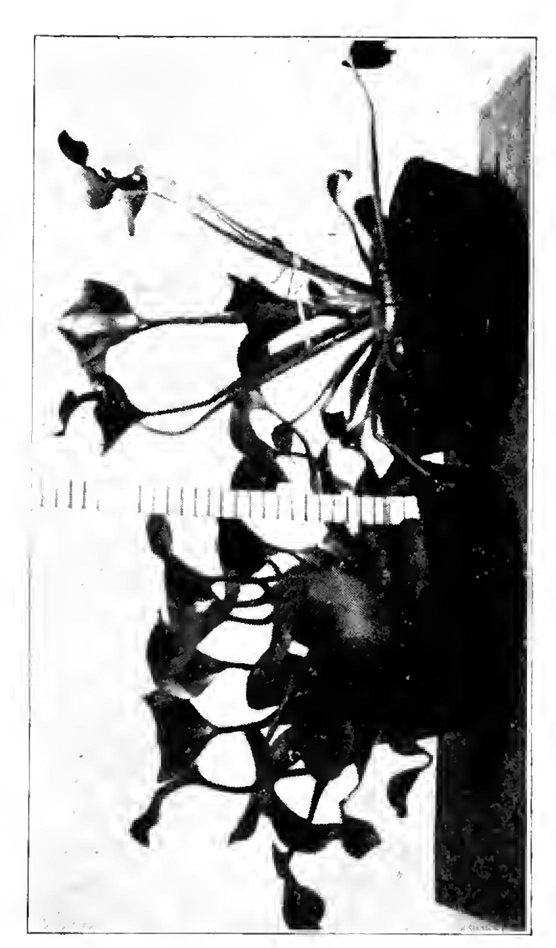
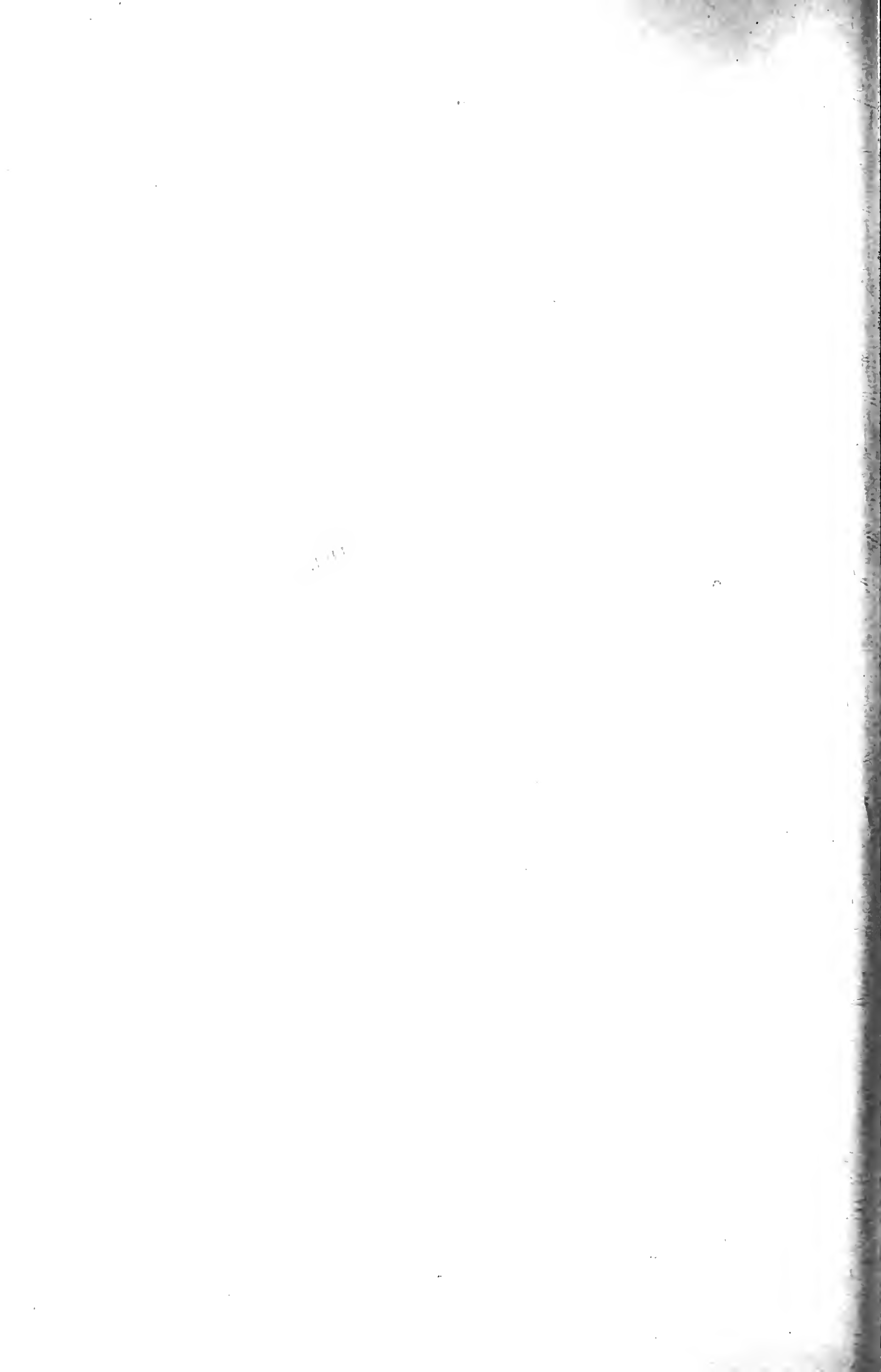


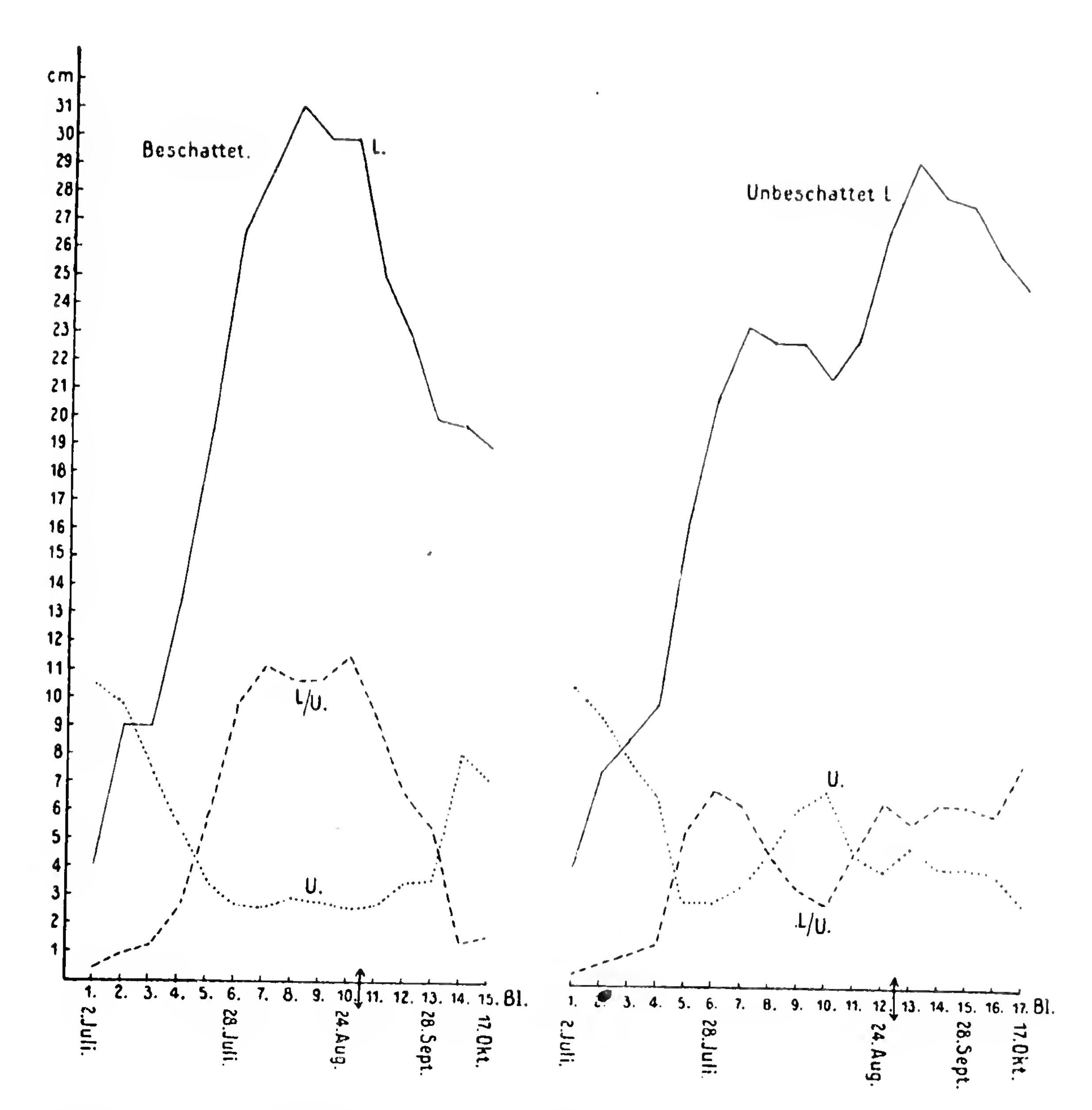


Fig. 4

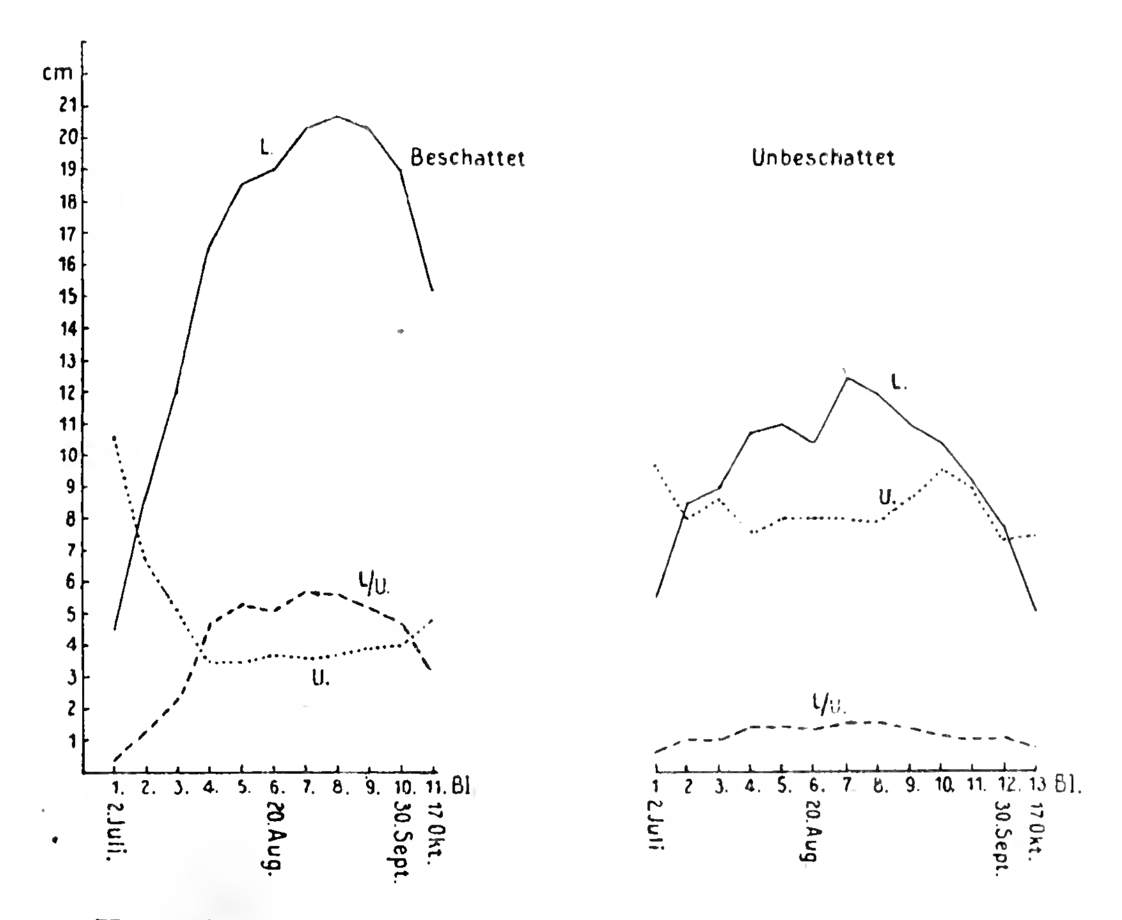
Boresch.

Verlag von Gustav Fischer in Jena.





Versuch 2. Eichhornien in seichtem Wasser sich einwurzelnd.



Versuch 4. Eichhornien freischwimmend (Kalthaus).

Tabelle 1.

Eichhornien freischwimmend.

Versuch 1.

Datum		Warmhaus															
		Beschattet								Unbeschattet							
		Form I				Form II				Form I				Form II			
		Bl	L	U	L/U	Bl	L	U	L/U	Bl	L	U	L/U	Bl	L	U	L/U
		1	15,5	5,6	2,8					1	17,2	3,6	4,8				
2. VII. 11		2	17,2	4,2	4,1	1	4,2	7,5	0,6	2	18,5	2,3	8	1	3,1	5	0,6
										3	8.5	6	1,4				
		3	15,5	7	2,2	2	6	6	1	4	10	6,6	1,5	2	6	6,3	0,9
		4	16,5	5,5	3	3	7	5,5	1,3	5	9,3	6	1,5	3	6,3	6	1
		5	18	5	3,6	4	10,5	4,8	2,2	6	8,5	6,7	1,3	4	6.5	6	1,1
28. VII. 11	phot. Fig. 1	6	17,5	5	3,5	5	13	3,8	3,4	7	8	6,5	1,2	5	6	5,3	1,1
		7	21,3	5,2	4,1									6	8	5,4	1,5
		8	21,3	4,6	4,6					8	8,9	6,7	1,3	7	7,7	6,8	1,1
		9	24,8	4,5	5,5	6	17,4	2,8	6,2	9	8,2	7	1,2	8	8	6,8	1,2
23. VIII. 11		10	26,5	2,7	9,8	7	19,7	2,3	8,6	10	8,5	8,5	1	9	8	6,8	1,2
28. VIII. 11	phot. Fig. 2	Unbeschattet								Beschattet							
		11	24	2,6	9,2	8	17,3	2,2	7,9								
		12	17,5	4,7	3,7	9	7,4	3,7	2	11	11,9	9,1	1,3	10	10,4	6,8	1,5
		13	15,1	6,2	2,4	10	7,8	4,1	1,9	12	15,1	7,3	2,1	11	10,7	6,7	1,6
28. IX. 11		14	10,9	7,3	1,5	11	7.8	4,6	1,7	13	15,3	5,6	2,7	12	10,7	2,2	5
		15	10,8	8,7	1,2	12	6,6	6,6	1	14	15,3	4,5	3,4				
16. X. 11		16	8,2	9,1	0,9	13	5,4	7,4	0,7	15	16,7	4,5	3,7				

Versuch 4.

Datum	Kalthaus (Form II)															
	Beschattet								Unbeschattet							
	Mutterpfl.				Ausläufer				Mutterpfl.				Ausläufer			
	Bl	L	U	L/U	Bl	L	U	L/U	Bl	L	U	L/U	Bl	L	U	L/U
2. VII. 11	1	4,5	10,6	0,4					1	5.5	9,7	0,6				
	2	8,7	6,7	1,3	1	6,7	6,5	1	2	8,5	8	1	1	6,5	7,5	0,9
	3	12	5,1	2,3	2	8,5	6,3	1,3	3	9	8,6	1	2	10	6,5	1,5
	4	16,5	3,5	4,7	3	13	5,5	2,4	4	10,7	7,6	1,4	3	10	8.2	1,2
	5	18,5	3,5	5,3	4	14,5	5,5	2,6	5	11	8	1,4	4	10	8,1	1,2
20. VIII. 11	6	19	3,7	5,1	5	16,7	5,3	3,2	6	10,4	8	1,3	5	10	8	1,2
									7	12,4	8	1,5	6	11,6	6,2	1,9
					6	17,2	5,5	3,1	8	11,9	7,9	1,5	7	12,7	7	1,8
	7	20,3	3,6	5,7	7	16	5,6	2,8	9	11	8,6	1,3	8	12,2	9,1	1,3
	8	20,7	3,7	5,6	8	16,6	5,9	2,8	10	10,4	9,5	1,1	9	9,4	8,9	1
	9	20,3	3,9	5,2	9	15,7	6,2	2,5	11	9,1	8,9	1	10	8,5	9,6	0,9
30. IX. 11	10	19	4	4,7	10	14,1	4,9	2,9	12	7,7	7,3	1	11	7,2	8	0,9
17. IX. 11	11	15,2	4,8	3,2	11	16,7	5,8	2,9	13	5	7,4	0,7	12	6,4	7,1	0,9

Tabelle 2.

Eichhornien in seichtem Wasser sich einwurzelnd.

Versuch 2.

Datum		Warmhaus															
		Beschattet								Unbeschattet							
		Mutterpflanze				Ausläufer				Mutterpflanze				Ausläufer			
		Bl	L	U	L/U	Bl	L	U	L/U	Bl	L	U	L/U	Bl	L	U	L/U
2. VII. 11		1	4	10,5	0,4					1	4,2	10,6	0,4				
28. VII. 11	phot. Fig. 3	2	9	9,8	0,9					2	7,6	9,5	0,8				
		3	9	7,5	1,2	1	5,5	8	0,7	3	8,8	8	1,1	1	8	6,2	1,3
		4	13,5	5,5	2,5	2	11,5	5,8	1,9	4	10	6,8	1,5	2	9	4,5	2
		5	19,5	3,5	5,8	3	16,6	4,6	3.6	5	16,5	3	5,5	3	12	4	3
		6	26,5	2,7	9,8	4	21,5	3,3	6,5	6	21	3	7	4	14,5	6	2,4
24. VIII. 11	phot. Fig. 4									7	23,5	3,6	6,5				
										8	23	4,9	4,7	5	18,5	7,9	2,3
		7	28,8	2,6	11,1	5	23,5	2,5	9,4	9	23	6,4	3,6	6	18,5	8,4	2,2
		8	31,1	2,9	10,7	6	23,9	2,9	8,2	10	21,7	7	3,1	7	19,2	7,8	2,4
		9	30	2,8	10,7	7	25	3,6	6,9	11	23,2	4,9	4,7	8	20,8	6,2	3,4
		10	30	2,6	11,5	8	27,2	2,8	9,7	12	27	4,1	6,6	9	23	5,7	4
28. VIII. 11		Unbeschattet								Beschattet							
28. IX. 11						9	24,5	2,6	9,4								
		11	25,1	2,7	9,3	10	18,6	4,2	4,4	13	29,5	5	5,9	10	25,6	5,1	5
		12	23	3,5	6,6	11	15,4	5,3	2,9	14	28,3	4,3	6,6	11	27,3	4,6	5,9
		13	20	3,6	5,6	12	14,8	6,8	2,2	15	28	4,3	6,5	12	26,2	4,1	6,4
17. X. 11		14	19,8	8,1	2,4	13	18,7	8,8	2,1	16	26,2	4,2	6,2	13	26,3	3,7	7,1
		15	19	7,2	2,6	14	15,8	8	1,9	17	25	3,1	8	14	23	3	7,7

Versuch 5.

Datum	Kalthaus (Form II)							
	Beschattet				Unbeschattet			
	Mutterpflanze				Mutterpflanze			
	Bl	L	U	L/U	Bl	L	U	L/U
2. VII. 11	1	3,7	9	0,4	1	4	8,8	0,5
20. VIII. 11					2	7,8	8,3	0,9
	2	6,5	7	0,9	3	11,5	8,1	1,4
	3	9,5	6	1,6	4	14,5	7,5	1,9
	4	18	5,2	3,5	5	15,3	9,1	1,7
	5	19	5,7	3,3	6	15,3	9,8	1,6
30. IX. 11					7	17	9,6	1,8
					8	15	9,1	1,6
	6	21,5	4,3	5	9	13,8	8,4	1,6
	7	22	3,5	6,3	10	14	10	1,4
	8	21,3	4,5	4,7	11	11,4	7,3	1,6
	9	19,7	5	3,9	12	10	7,2	1,4
17. IX. 11	10	21,5	4,5	4,8				
	11	19,7	5,7	3,5	13	8,5	6,8	1,3

Tabelle 3.

Eichhornien in Erde eingewurzelt. Versuch 3.

Datum		Warmhaus							
		Beschattet				Unbeschattet			
		Bl	L	U	L/U	Bl	L	U	L/U
2. VII. 11		1	4	8,7	0,5	1	4,6	9,7	0,5
		2	7,3	8	0,9				
		3	9,5	6,4	1,5	2	8,7	7,5	1,2
		4	14,5	5,3	2,7	3	12,5	5,8	2,2
		5	18	3	6	4	16	4,5	3,6
27. VII. 11	phot. Fig. 5	6	20,5	3	6,8	5	15,5	4,1	3,8
						6	16,5	4,2	3,9
		7	23,3	3	7,8	7	14,5	5,5	2,6
		8	23,9	3	8	8	13,3	5,1	2,6
		9	24,3	3	8,1	9	11,7	6,6	1,8
23. VIII. 11		10	24,5	3,2	7,7	10	11	7,5	1,5
28. VIII. 11	phot. Fig. 6	Unbeschattet				Beschattet			
		11	17	5	3,4				
		12	15,4	5	3,1	11	10,8	7,6	1,4
28. IX. 11		13	14,1	6	2,4	12	10,8	5,1	2,1
		14	15	6,8	2,2	13	11,5	5,5	2,1
		15	12,8	7,5	1,7	Bl. verkümmert			
17. X. 11		16	11	7,8	1,4				

Eichhornien im Freilandbassin. Versuch 6.

Datum	Form I							
	Eingewurzelt				Freischwimmend			
	Bl	L	U	L/U	Bl	L	U	L/U
	1	25	4,8	5,2	1	21	2,5	8,4
20. VII. 11	2	17	4,5	3,8	2	14,5	3	4,8
31. VII. 11	3	9,5	9,5	1	3	6	9	0,7
		10,7	8,5	1,3				
		9,8	11	0,9				
		8,9	8,8	1		10,3	10,8	1
		8,8	8,9	1		8,6	10,1	0,9
30. IX. 11		6,5	8,5	0,8		8,6	11	0,8

Temperaturen.

Datum	Warmhaus			Kalthaus		
	Min.	Max.	Mittel	Min.	Max.	Mittel
9. VII. 11	16	39	27,5	10	33	21,5
10. VII. 11	16	39	27,5	11	28	19,5
13. VII. 11	19	31	25	13	30	21,5
17. VII. 11	19	31	25	14	34	24
26. VII. 11	19	39	29	14	39	26,5
28. VII. 11	23	41	32	20	38	29
3. VIII. 11	18	38	27,5	14	33	23,5
9. VIII. 11	13	40	26	15	35	25
20. VIII. 11	13	41	27	11	34	22,5
23. VIII. 11	18	38	27,5	15	36	25,5
24. VIII. 11	13	28	20	15	23	19
28. VIII. 11	14	38	26	14	35	24,5
1. IX. 11	12	40	26	8	34	21
3. IX. 11	14	40	27	11	33	22
5. IX. 11	15	37	26	11	33	22
7. IX. 11	15	37	26	13	30	21,5
9. IX. 11	15	37	26	13	32	22,5
11. IX. 11	15	37	26	12	30	21
13. IX. 11	10	35	22,5	6	30	18
19. IX. 11	9	31	20	7	29	18
21. IX. 11	11	33	22	10	25	17,5
23. IX. 11	11	29	20	9	22	15,5
29. IX. 11	11	26	18,5	10	23	16,5
30. IX. 11	10	21	15,5	6	16	11
3. X. 11	11	29	20	6	19	12,5
6. X. 11	12	29	20,5	10	19	14,5
7. X. 11	14	37	25,5	11	23	17
8. X. 11	19	30	24,5	10	21	15,5
17. X. 11	12,5	35	23,8	5	22	13,5

Druck von Ant. Kämpfe, Jena.

Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen an Rhus und Coriaria.

Von **Julius Grimm.**

(Mit Tafel X u. XI und 3 Abbildungen im Text.)

In seiner Juliania-Arbeit[1]) kommt Hallier durch die Ähnlichkeit, die er zwischen Juliania und den Juglandaceen einerseits und Juliania und den Rhoideen Rhus und Pistacia andererseits findet, zu dem Schlusse: „ Auch die Juglandaceen sind Anacardiaceen und neben Juliania und Pistacia durch Reduktion in Blüte und Frucht aus Rhoideen entstanden" (pag. 251).

Die Anacardiaceen vereinigt Hallier mit den Brunelliaceen, Burseraceen, Irvingiaceen, Sabiaceen, Engler's Julianalen, Juglandalen und drei bisherigen Simarubaceengattungen wieder zu der alten Familie der Terebinthaceen (pag. 251)

Von diesen Terebinthaceen leitet er die Amentaceen (Quercineen, Myriceen, Betuleen, Casuarineen, Coryleen) ab im Gegensatz zu Engler und Wettstein, die darin Verbindungsglieder zwischen Gymnospermen und Angiospermen suchen (pag. 252). Ebenso betrachtet Hallier die Leitneraceen, Aceraceen und Urticalen, also die meisten Chalazogamen, als „in Blüte und Frucht verkümmerte Abkömmlinge von Terebinthaceen" (pag. 252).

„Demnach", schließt er weiter, „läßt die Chalazogamie von Juglans, vielen Amentaceen und Ulmus auch bei Myrica, Leitnera, Aceraceen, Juliania, Pistacia, Rhus und anderen Terebinthaceen Chalazogamie und weitere entwicklungsgeschichtliche Anklänge an Casuarina vermuten."

Auf diese Anregung Hallier's hin wurde ich mit der Aufgabe, die Entwicklungsgeschichte von Rhus zu studieren, Mitte Sommer 1910 von Herrn Geheimrat Strasburger betraut.

Das untersuchte Material wurde größtenteils dem botanischen Garten der Universität Bonn entnommen. Am eingehendsten befaßte

---

1) Hallier, H., Über Juliania, eine Terebinthaceengattung mit Cupula, und die wahren Stammeltern der Kätzchenblütler. Beitr. z. bot. Centralbl., II. Abt., Bd. XXIII, 1908.

ich mich mit Rhus Toxicodendron; zum Vergleich wurden später Rhus typhina und Rhus glabra herangezogen. Die Fixierung der Blüten und Blütenanlagen erfolgte nach Carnoy mit Alkohol-Eisessig, dessen Gehalt an Essigsäure meist etwas geringer genommen wurde; Wurzelspitzen wurden mit Chrom-Osmium-Essigsäure nach Flemming fixiert; die Überführung des fixierten Materials in Paraffin ging über Chloroform von statten.

Die bekannten Färbemethoden, Safranin-Gentiana-Orange, Eisenhämatoxylin nach Heidenhain, Malachitgrün-Säurefuchsin bewährten sich auch bei meinen Objekten. Für Pollenschlauchfärbung erwies sich besonders letztere Methode als sehr geeignet, doch wurden mit Eisenhämatoxylinfärbung und Nachbehandlung mit Gentiana nach dem Differenzieren ebenfalls gute Resultate erzielt. Als Einschlußmittel der zwecks Aufhellung mit Nelkenöl behandelten Schnitte diente ausschließlich Kanadabalsam.

Die Gattung Rhus wird von Engler[1]) als polygam bezeichnet. Auch in den meisten Floren findet man in den Diagnosen von Rhus Toxicodendron, Rhus typhina und Rhus glabra die Angabe: „Blüten polygam". Charles Robertson[2]) sagt von Rhus: „The species are said to be polygamous. It might be better to call them dioecious, though of a recent form, for the staminate and pistillate flowers have large rudiments of pistils and stamens, and there is a tendency for them to revert to the perfect condition."

Rhus Cotinus scheint bald polygam, bald diözisch zu sein, denn „Müller and Kerner mention Rhus Cotinus as polygamous; but in Halle and in South Tyrol Schulz found it to be dioecious, thoug it appears, that in the former locality he afterwards found polygamous examples".

Über Rhus typhina ist man sich auch nicht einig: „In the manual Rhus typhina is called polygamous, while Müller calles it dioecious."

Für die Diözie einer Reihe von Spezies tritt Meehan ein, „referring to the fact, that Rhus copallina, venenata and Toxicodendron are variously classed as dioecious, polygamodioecious or polygamous, insists that they and Rhus cotinoides are all truly dioecious".

Robertson selbst fügt hinzu: „I regard Rhus glabra and Canadensis as dioecious."

---

1) Engler-Prantl, Natürl. Pflanzenfamilien, III. Teil, Abt. 4 und 5.

2) Charles Robertson, Flowers and Insects XVII. Bot. Gaz., Vol. XXII, pag. 154 ff. Siehe auch Kunth, Blütenbiologie 3, 1, pag. 456 ff.

Aus eigenen Beobachtungen kann ich mitteilen, daß die Exemplare von Rhus typhina und glabra, die mir zu Gesicht kamen, sämtlich diözisch waren. Bezüglich Rhus Toxicodendron war ich schon vor Kenntnisnahme der Robertson'schen Arbeit zur Überzeugung gelangt, daß die dort herrschende Diözie erst jüngst entstanden sein müsse. Denn auf Grund meiner Mikrotomschnitte konnte ich feststellen, daß die (funktionell) männlichen Blüten in der Samenanlage ihres Ovarrudiments einen normalen Embryosack mit Eiapparat, Zentralkern und Antipoden entwickeln, während allerdings die (funktionell) weiblichen Blüten in ihren Staminodien nur noch ein schmächtiges Archespor zur Ausbildung bringen, das frühzeitig wieder zugrunde geht und in den Staminodien der zur Befruchtung reifen Blüten als formlose schwarze Masse zu erkennen ist. Auch hier zeigt sich also der größere Widerstand der weiblichen Organe gegen Änderungstendenzen.

Da ich die Untersuchungen Robertson's, wie erwähnt, beim Beginne meiner Arbeit nicht kannte und nur fixiertes Material von Rhus Toxicodendron männlichen Geschlechts besaß, suchte ich längere Zeit vergeblich bei diesem nach der Befruchtung. In Anbetracht der eigenartigen Geschlechtstrennung bei den vorliegenden Rhoideen halte ich die Ergebnisse dieser Untersuchung bezüglich der Embryosackentwicklung für interessant genug, um sie hier kurz mitzuteilen; dabei will ich auch auf die Pollenentwicklung eingehen.

A. Rhus Toxicodendron.

I. Die Entwicklungsgeschichte der männlichen Blüten.

1. Die Pollenbildung.

Die Pollenentwicklung wird, wie bei der erdrückenden Mehrzahl der Angiospermen durch die Anlage eines mehrzelligen Archespors in den jungen Antheren eingeleitet. Die Anlage der Staubblätter scheint der Anlage der Fruchtblätter zeitlich voranzugehen; wenigstens besitzen sie, wie man auf Längsschnitten durch junge Blütenanlagen deutlich sehen kann, beim Auftreten der Fruchtblätter bereits eine beträchtliche Größe (Fig. 1 *a* und *b* im Text).

Von Teilungszuständen, die zur Ausbildung des Pollens führen, begegnet man am häufigsten der Synapsis. Die weitere Entwicklung verläuft in der oft beschriebenen Weise; ich habe dieselbe nur in großen Zügen verfolgt und mich begnügt, die markanten Stadien, die im Laufe einer Pollenentwicklung aufzutreten pflegen (Synapsis, Spirem, Diakinese, heterotypische und homöotypische Teilung), auch

bei meinem Objekte nachzuweisen. Die Aussicht auf Erwerbung zytologischer Lorbeeren wird bei den untersuchten Rhoideen durch die geringe Größe der Kerne und Chromosomen verbunden mit der verhältnismäßig hohen Zahl der letzteren von vornherein vernichtet. Die haploide Zahl der Chromosomen konnte ich durch Zählung an Kernplatten der heterotypischen Teilung auf 15 feststellen (Fig. 1). Zur Kontrolle dieser Zählungen suchte ich Kernplatten von vegetativen Teilungen zu erhalten, wie man sie am besten in Querschnitten von Wurzelspitzen findet. Junge Wurzeln gewann ich durch Auspflanzen von Ausläufern, die bei Rhus Toxicodendron zahlreich in der Umgebung eines Strauches aus dem Boden hervorbrechen, in Rheinsand. In der feuchten Wärme eines Gewächshauses sproßten dann nach ca. 14—21 Tagen kräftige Adventivwurzeln allenthalben hervor, die ich durch Einpflanzen abgeschnittener Zweige vergebens zu erlangen versucht hatte. Die Zählung der Chromosomen ergab übereinstimmend mit der haploiden Zahl von 15 eine diploide von 30 Chromosomen. Die abgebildete Kernplatte (Fig. 2), die einer in Teilung befindlichen Dermatogenzelle entnommen ist, ist ausgezeichnet durch die paarige Anordnung ihrer schwach gekrümmten Chromosomen. Das einzelne Chromosom, das eine etwas isolierte Lage einnimmt, verdankt diese wohl dem gewaltsamen Eingriff des Messers, da es sonst nie in dieser Lagebeziehung zu den übrigen zu entdecken war, vielmehr das meist nahe Zusammenrücken der Kernsegmente das Auffinden von zum Zählen geeigneten Platten sehr erschwerte.

2. Die Entwicklung des Ovarrudiments, seiner Samenanlage und deren Embryosacks.

Der Bau der Anacardiaceenblüten ist durch einen großen Polymorphismus ausgezeichnet, der hauptsächlich in der Zahl und Lagebeziehung der das Androeceum und Gynaeceum zusammensetzenden Elemente zur Geltung kommt, sich aber auch gelegentlich in starken Reduktionen der Blütenhülle offenbart.

Besonders interessant ist die Variabilität in Zahl und Ausbildungsstufe der Carpelle, deren fortschreitende Reduktion sowohl in der großen Reihe von den Mangifereen bis zu den Dobineen[1]) zutage tritt, wie auch innerhalb der einzelnen Abteilungen sich kund gibt. Am besten gebe ich zum Beleg die Beschreibung Engler's mit dessen eigenen

---

1) Engler-Prantl, Die natürlichen Pflanzenfamilien. III. Teil, Abt. 4 und 5, pag. 144. Bestimmungsschlüssel.

Worten wieder[1]): „Die Zahl der Gattungen, bei welchen alle Quirle der Blüten eine gleiche Anzahl von Gliedern haben, ist gering . . . ., bei den meisten übrigen Gattungen ist die Zahl der Carpelle geringer; sehr häufig sind nur drei an der Bildung des Stempels beteiligt, und zwar sind dann diese 3 meist so orientiert, daß ein unpaares nach hinten fällt. Von diesen 3 Frb. trägt aber nur eines 1 Sa., während bei den Gattungen mit je 1 Sa. im Fach auch häufig nur 1 S. zur Reife kommt. Von den rudimentären Frb. kann man häufig nicht mehr als die Gr. und N. wahrnehmen, so z. B. bei Haplorhus und Pistacia. . . . .Viel schärfer tritt die Reduktion auf 1 Carpell bei Mangifera und verwandten Gattungen auf, die um so interessanter ist, als bei der verwandten Gattung Buchanania 5 getrennte Carpelle vorhanden sind, von denen aber nur eines 1 Sa. und 1 S. entwickelt."

Auf Längsschnittbildern junger Blütenanlagen sieht man in der Mitte des Blütenbodens die ersten Anlagen des Gynaeceums in Gestalt eines Carpells und einer kuppelförmigen Erhebung daneben (Textfig. 1*a*). Querschnitte lassen das Carpell als halbmondförmig gekrümmt erkennen, mit den Hörnern der Sichel gegen die kuppelförmige Erhebung gewandt und in tieferen Lagen einen Ring bildend. Eine deutliche Sonderung des Carpids von der Masse der Kuppel ist hier nicht zu bemerken, wahrscheinlich bildet das Carpell für sich die ringförmige Verwachsung, wie dies auch aus späteren Querschnittsbildern nahegelegt wird, der die beiden anderen in der kuppelförmigen Masse noch undifferenziert enthaltenen Carpide angewachsen sind

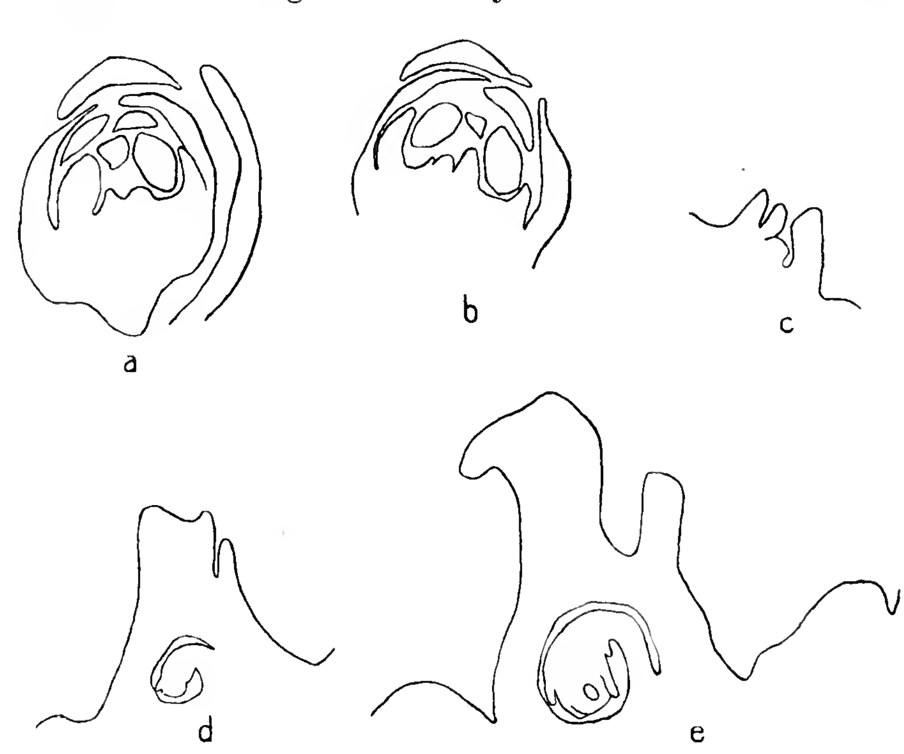


Fig. 1. Längsschnitte durch junge Blüten (*a*, *b*) bzw. Fruchtknoten (*c*—*e*) männlicher Blüten. *a* u. *b* Obj. 2, Ok. 1; *c* u. *d* Obj. 2, Ok. 3; *e* Obj. 3, Ok. 1.

An Längsschnitten durch etwas ältere Blütenteile glaubt man die Sonderung von zwei Carpellen aus der Kuppelmasse erkennen zu

2) l. c. pag. 141 und 142.

können, so daß also jetzt drei Carpide vorhanden sind, von denen eines die beiden anderen an Größe übertrifft (Textfig. 1 *b*).

Völlig eindeutige Bilder kann man indessen den Längsschnitten nicht abgewinnen, da ein Carpell infolge seiner Einkrümmung leicht zweimal im Bilde erscheinen und dadurch zu falschen Vorstellungen Anlaß geben kann. Die Art der Verwachsung der drei Carpide wird aber an Querschnitten durch noch ältere Blüten deutlich (Textfig. 2).

In Querschnittserien begegnet man zuerst nur dem Schnitt eines einzigen Fruchtblattes, das also die beiden anderen um ein Stück überragt. Tiefere Schnitte zeigen drei Fruchtblätter nebeneinander liegend. Geht man weiter in der Schnittreihe, dann sieht man die Verwachsung der Carpide (Textfig. 2 *a*—*e*).

Das Bild bietet, räumlich gedacht, das Aussehen einer großen Dachrinne, deren Ränder nahe aneinander gedrückt sind, und auf die je eine kleinere, noch etwas mehr klaffende Dachrinne gelötet ist. Noch tiefere Schnitte zeigen die größere Dachrinne mit ihren Rändern verwachsen die beiden kleineren, ebenfalls je mit den eigenen Rändern aneinander gepreßt und dazu mit den freien Rändern stark genähert (2 *c*). Schließlich ist nur noch eine große ovale Spalte, der Querschnitt der oberen Verjüngung der Fruchtknotenhöhle, und zwei kleinere Spalten, die durch die beiden kleineren Carpelle gebildeten rudimentären Fruchtknotenhöhlen zu erkennen (2 *d*). Die einzige Samenanlage ist in der Gegend der Verwachsungsnaht des großen Carpids unten im Fruchtknotenfach sichtbar, mit ihren Spitzen gegen die Innenseite desselben gewendet. Der weitere Verlauf ihres Wachstums wird aus Textfig. 1 vollständig klar. Besser als alle Erklärungen es vermögen, werden die Figuren den Sachverhalt verdeutlichen können. Mir kam es in der Hauptsache darauf an, zu zeigen, daß durch die Verwachsung der Fruchtblätter eine ausgebildete und zwei rudimentäre Ovarhöhlen erzeugt werden, da mir dies später bei der Schilderung des Pollenschlauchverlaufes von Wichtigkeit und auch entwicklungsgeschichtlich von Interesse ist.

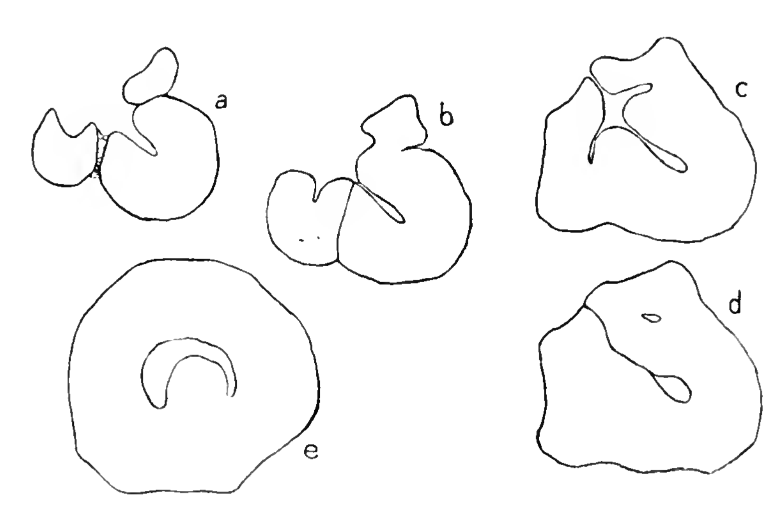


Fig. 2. Querschnitte durch junge Fruchtknoten aus ♂ Blüten. *a*—*d* Obj. 4, Ok. 3, Serie; *e* Obj. 4, Ok. 1, aus einem anderen Fruchtknoten, die Sa. zeigend.

In der jungen Samenanlage differenziert sich auf frühen Entwicklungszuständen eine Embryosackmutterzelle, die erst in der zweiten oder dritten subepidermalen Zellage deutlich als solche in die Erscheinung tritt. In der dritten oder vierten subepidermalen Schicht angelangt, nimmt sie allmählich das charakteristische Aussehen eines in Reifeteilung tretenden Gonotokonten an, das Chromatin sondert sich und sammelt sich an einer Stelle der Kernwand: der Kern tritt in das Stadium der Synapsis. Ich möchte auch hier nicht schrittweise die Reifeteilung der Embryosackmutterzelle verfolgen, sondern beschränke mich auf das Herausheben der wichtigsten Stadien der Reduktionsteilung. Als solche begegneten mir weiter Spirem und Diakinese. Letztere gibt Fig. 5 wieder, an der sich die Zahl der Gemini leicht auf 15 feststellen läßt. Links neben dem Nukleolus befinden sich zwei Paarlinge in Deckung, die Lage der einzelnen Paarlinge zu einander ist hier die denkbar mannigfaltigste; da das Bild bei ca. 1500facher Vergrößerung gezeichnet ist, kann man sich die geringe Größe der Chromosomen lebhaft vorstellen. Der Diakinese folgt die erste Teilung, an die sich die zweite unmittelbar anzuschließen scheint. Fig. 6 und 7 geben die beiden Teilungszustände der Embryosackmutterzelle wieder, erstere die heterotypische, letztere die homöotypische Teilung. In der ersten Teilung sind die Chromosomen kurz vor der Vollendung ihres Weges an die beiden Pole vom Fixierungsmittel überrascht worden, in der zweiten Teilung befinden sie sich noch im Äquator der Spindel; die untere Spindel ist vom Messer verletzt. Die homöotypische Teilung scheint schneller vollzogen zu werden als die heterotypische, denn erstere konnte ich erst nach langem Suchen in einem einzigen Falle auffinden, während die letztere sich mir viermal bot.

Durch die beiden Teilungsschritte entstehen vier Makrosporen, deren vierzählige Reihe an einer ganzen Anzahl von Präparaten fest gestellt werden konnte (Fig. 8).

Von den vier Makrosporen gehen die drei nach dem Mikropylarende gelegenen wie gewöhnlich zugrunde, die der Chalaza zugewandte bleibt erhalten und bildet den Embryosack. Die drei zerquetschten Makrosporen erhalten sich noch eine Zeitlang als schwarze Masse am Mikropylarende des Embryosackes (Fig. 9), dann vermengen sie sich mit den zerfallenden Zellen der Embryosackwandung, die von jetzt an häufig zu treffen sind (Fig. 10—15).

Der primäre Embryosackkern teilt sich nun in der für die Embryosackbildung der Dicotylen typischen Weise dreimal. Ich habe mir die Mühe gemacht, denselben durch alle drei Teilungsschritte zu verfolgen,

gebe aber nur für die erste und dritte Teilung eine Abbildung. Der Embryosack wächst während dieser Teilungen stark in die Länge und Breite, die Zahl der zerfallenden Zellen seiner Wandung ist sehr reichlich (Fig. 10—15).

Von den nach der dritten Teilung vorhandenen acht Zellen setzen sich wie gewöhnlich drei an dem gegen die Chalaza gekehrten Ende des Embryosackes fest, drei liefern den Eiapparat, die beiden anderen, deren jeder sich vor den Kernen der Synergiden und dem des Eies durch seine Größe auszeichnet, verschmelzen sofort zum sekundären Embryosackkern (Fig. 14), der immer in der Nähe des Eiapparates zu finden ist (Fig. 15).

Die Abgrenzung der einzelnen Elemente des Eiapparates ist meist nicht so klar, wie bei dem eines normalen Embryosackes. Das mag der zweite Schritt zur Resorption der ganzen Embryosackentwicklung sein; der erste ist seine Befruchtungsunfähigkeit.

Ob dieselbe zuerst durch eine Eigenschaft des Embryosackes selbst oder des Fruchtknotens herbeigeführt wurde, ist nicht zu entscheiden. Jedenfalls bilden jetzt die drei Griffelenden keine Narbenpapillen mehr aus und machen auch oft einen verkümmerten Eindruck.

Hier möchte ich eine Mißbildung erwähnen, die mir bei der Untersuchung der Embryosackentwicklung zweimal entgegentrat, der Umwandlung der Carpelle in Staubblätter. In einem Falle hatten sich dieselben im Habitus den normalen Staubblättern stark genähert und enthielten an der Spitze in Pollensäcken, die auch eine Tapete aufwiesen, einen kurz vor der definitiven Ausbildung stehengebliebenen und verdorbenen Pollen. Im anderen Falle hatte nur ein Carpell Pollen gebildet, der z. T. die Normalzahl von zwei Kernen besaß, z. T. aber auch mit einer größeren Anzahl von Kernen ausgestattet war (z. B. vier), gleichsam als hätte sich der Rhythmus der Embryosackteilungen hier geltend gemacht. Im letzteren Falle war auch die Samenanlage vorhanden, hatte aber eine aufrechte Stellung inne und war parallel zur Länge der nicht zusammenschließenden Carpide in die Höhe gewachsen.

Eine ähnliche Umwandlung weiblicher Organe in männliche beschreibt Strasburger[1]) bei Mercurialis annua, bei der es sich aber, wie auch bei Salix petiolaris[2]) um Samenanlagen oder Plazentarauswüchse handelt, die staubblattähnliche Formen annehmen.

---

1) Strasburger, E., Über geschlechtsbestimmende Ursachen. Jahrb. f. wissensch. Bot., Bd. XLVIII, pag. 474, 1910.

2) Coulter and Chamberlain, Morphologie of Angiosperms, pag. 28.

II. Die weiblichen Blüten.

1. Bau des Fruchtknotens und der Samenanlage.

Ende Mai des Sommers 1911, als Rhus Toxicodendron wieder zu blühen begann, sah ich, daß in unserem Garten von den beiden dort stehenden Exemplaren eines männlich und eines weiblich war. Günstig für die Auffindung der Befruchtungsvorgänge war ihre räumliche Trennung; denn so konnte man die weiblichen Blüten bestäuben, die bestäubten Blüten zu verschiedenen Zeiten fixieren und durch Untersuchung des bzgl. der Fixation zeitlich an den Extremen stehenden Materials und allmähliches Vorrücken von beiden Seiten nach dem Material mittlerer Fixierungszeit die Durchgangszeit des Pollenschlauches in feste Grenzen einschließen, ein Vorteil, der die im Bau des Frucht knotens und der Samenanlage liegenden technischen Schwierigkeiten etwas ausglich.

Ich wählte die Zeit zwischen 6 und 8 Uhr abends zum Bestäuben, da sie — eine mittlere Durchgangszeit von 36 Stunden für den Pollenschlauch gerechnet — das Fixieren während des Tages vorzunehmen gestattete. Der Blütenstaub wurde auf die Narben jeder einzelnen Blüte mit einem Pinsel aufgetragen.

Mit der Fixierung begann ich zur größeren Sicherheit schon in der zweitfolgenden Nacht 3¼ Uhr, sie bis 1 Uhr nachmittags des folgenden Tages in Abständen von ungefähr 1 Stunde, von da bis ca. 6 Uhr in solchen von ungefähr 1½ Stunden wiederholend. Die kleinen Fruchtknoten wurden in 85 %igem Alkohol herauspräpariert und im Paraffin nach einer geringfügigen Abplattung in der Richtung des Verlaufes der Samenanlage so zu lagern versucht, daß das Messer sie median treffen mußte. Diese Orientierung nach der Symmetrieebene des Fruchtknotens wurde am zweckmäßigsten bei der Kleinheit des Objekts so vorgenommen, daß man die Fruchtknoten einzeln im Paraffin so lange um die Längsachse drehte, bis man die Lage des größten Widerstandes gegen Drehungen erreicht zu haben glaubte, eine Operation, die zuerst nicht, bei einiger Übung aber ganz gut gelingt. Die Aufgabe wurde weiterhin erschwert durch die Einzahl der Samenanlage, ihre Gestalt und die Eigenschaft des dünnen Pollenschlauches, kurz hinter seinem fortwachsenden Ende wieder zu verschwinden; deshalb habe ich zur Klarlegung seines Verlaufes eine große Anzahl von Schnitten anfertigen müssen.

Daß der Fruchtknoten der weiblichen Blüten die bei der Beschreibung der männlichen Blüten geschilderte Entwicklung nehmen muß, läßt sich an Querschnittserien deutlich erkennen. Man begegnet

in solchen zuerst den drei freien Narbenquerschnitten; darauf den drei freien Teilen des Griffels, an denen ich das Überwiegen des Flächeninhaltes eines der Komponenten über jeden der beiden anderen in dem durch Messung festgestellten Verhältnis 2 : 1 : 1 ausgedrückt fand. An den gut erkennbaren Verwachsungsnähten der einzelnen Fruchtblätter sieht man ebenfalls deutlich, daß die Ovarhöhle von dem größeren Carpell gebildet wird, und daß die beiden kleineren nur rudimentäre Fruchtknotenhöhlen einschließen. Da die Verhältnisse im Prinzip dieselben sind, wie die bei der Erläuterung des Fruchtknotenbaues der männlichen Blüten dargelegten, glaube ich von einer Abbildung absehen zu können.

An dem innersten Ende des durch die Faltung der Carpide entstandenen, mit den Narbenpapillen durch Übergänge verbundenen Verwachsungsgewebes eines jeden der drei Fruchtblätter fällt eine Gruppe von Zellen auf Querschnitten durch intensive Färbung ihres Inhaltes, durch ihre glänzenden Zellwände und die Größe der Kerne in die Augen: es sind die Zellen eines leitenden Gewebes, das im Längsschnitt auch in Fig. 23 angedeutet ist. Da nun die Fruchtknotenhöhle durch die Faltung des einen großen Fruchtblattes gebildet wird, so steht auch einzig und allein das an der innersten Seite der Faltung entstehende leitende Gewebe dieses Fruchtblattes mit ihr in direkter Verbindung und setzt sich in die Epidermis der Wandung fort, während die der kleinen Carpelle in ihre rudimentären Ovarhöhlen führen.

Ein Längsschnitt durch den Fruchtknoten demonstriert ebenfalls das Vorherrchen des großen Carpids über die beiden kleinen, das auch in der mächtigen Entwicklung der Narbe auf dem größeren, die bedeutend schwächere auf den kleinen treffend zum Ausdruck kommt. Die größere Narbe ist immer straußenfederartig gebogen, die beiden kleineren sind meist spatelförmig mit einer Einkerbung in der Mitte ausgestaltet.

Die Samenanlage (Fig. 23) ist durch die für die Anacardiaceen charakteristische kräftige Entwicklung des Funiculus ausgezeichnet. Das kleine Stummelschwänzchen an der inneren Seite des Funiculus stellt den rechten Ausschnitt des äußeren Integument dar, das mit ihm nach rückwärts zu verwachsen ist. Daß es tatsächlich zum Integument gegehört und nicht etwa, wie die von Hallier vermutete Verwandtschaft der Rhoideen mit Juliania nahelegen könnte, ein funikulärer Obturator ist, läßt sich durch Verfolgen desselben auf Serienschnitten leicht feststellen.

Das äußere Integument erscheint von dem inneren weit abgehoben und ist von der Bildung der Mikropyle ausgeschlossen, die allein von

dem inneren Integument gebildet wird. Daß die Mikropyle als feiner Kanal besteht, konnte ich an zahlreichen medianen Schnitten konstatieren. Beachtenswert ist ferner noch, daß die Samenanlage nirgends mit der Ovarwand verwachsen ist und daß auch an der Stelle, wo die Samenanlage dem Ende des Leitgewebes gegenübersteht, stets ein dünner Spalt erkennbar bleibt. Hier muß ich allerdings nochmals betonen, daß ich meine Untersuchungen nur an Alkohol-Eisessigmaterial gemacht habe, daß also ein gut Teil des genannten Spaltes durch Zusammenziehung der Gewebe entstanden sein kann[1]).

Auffällig an dem gegen die Chalazaregion zu gelegenen Ende des Embryosackes ist eine Gruppe von Zellen, auf die ich zuerst bei der Färbung mit Gentianaviolett durch die starkblaue Farbe ihrer Wände aufmerksam wurde; in Fig. 23 sind dieselben durch schwache Schraffierung der fraglichen Partie angedeutet. Die dickwandigen Zellen sitzen dütenförmig dem Ende des Embryosackes auf. Zur Ermittelung der Substanz, aus der die verdickten Wände bestehen, ließ ich auf Längsschnitte von Fruchtknoten die gebräuchlichen Reagentien für Zellwandstoffe einwirken und fand nach einigem Suchen, daß die Zellwände des fraglichen Gewebes sich mit Chlorzinkjod gelb, mit Anilinsulfat, einigen Tropfen Schwefelsäure ebenfalls gelb, mit Phloroglucin und Salzsäure rot färbten; die Behandlung mit Kaliumpermanganat gefolgt von Aufhellen in verdünnter Salzsäure und Zugabe von Ammoniakwasser zeitigte keinen Erfolg. Die angezogenen Reaktionen deuten wie bekannt auf eine Einlagerung von Lignin.

Van Tieghem lenkte zuerst die Aufmerksamkeit auf ähnliche Gewebe, die er als Hypostasen bezeichnete, und von denen er folgende Beschreibung gibt[2]):

„Constant dans sa structure et dans sa fonction, mais variable, suivant les plantes, dans sa forme et dans sa position, il affecte d'ordinaire l'aspect d'une cupule, dont les cellules isodiamétriques, sans les épaissir beaucoup, lignifient fortement leurs membranes.“ Nach van Tieghem's Auffassung hat dies gegen mechanische und besonders gegen chemische Einflüsse von seiten des Embryosackes geschützte Gewebe die Bestim-

---

1) Vgl. Murbeck, S., Über das Verhalten des Pollenschlauches bei Alchemilla arvensis und das Wesen der Chalazogamie. Lunds Univ. Arsskrift. Bd. XXXVI, Afdeln 2, Nr. 9, pag. 4 und Albanese, N., Ein neuer Fall von Endotropismus usw. Sitzungsber. d. kais. Akad. d. Wissensch. zu Wien 1904, Bd. CXIII, Abt. 1.

1) Van Tieghem, L'hypostase dans l'ovule et la graine des Rosacees. Ann. d. scienc. nat. 1902, T. 16, 8. Ser. bot.

mung, „d'arrêter vers le bas la croissance longitudinale de ce prothalle (sc. femelle) en l'obligeant à se reporter tout entière vers le haut". In reifen Samen zeigt die Hypostase nach van Tieghem ihre Wirkungsweise durch Erhaltung eines oft nur schwer nachzuweisenden Perisperms.

Modilewski[1]) hält die Ansicht van Tiehgem's von der Funktion der Hypostase für „nicht besonders begründet", da er bei Urticifloren unterhalb des ligninhaltigen Gewebes eine Schicht besonders plasmareicher Zellen fand, „welche eine gewisse Beziehung zur Ernährung haben".

Daß der Embryosack der weiblichen Blüten dieselben Entwicklungszustände durchläuft wie der der männlichen, konnte ich aus einigen zufällig gebotenen Stadien entnehmen. Einen fertigen Eiapparat mit Zentralkern stellt Fig. 16 dar; links neben dem an seiner nach der Wand des Embryosackes gelegenen Vakuole kenntlichen Ei der große sekundäre Embryosackkern. Der Embryosack besitzt eine birnförmige Gestalt, die Verjüngung der Birne steckt in der oben beschriebenen Hypostase.

2. Der Verlauf des Pollenschlauches.

Da die Voruntersuchung ergeben hatte, daß am Morgen nach der Bestäubung in den Narbenpapillen schon stattliche Schläuche gegetrieben waren, konnte ich mich mit Aussicht auf Erfolg auf die Suche des Pollenschlauchweges begeben. Der rekonstruierte Verlauf des Schlauches ist in Fig. 23 angegeben. Ich hielt es im Interesse der Übersichtlichkeit für angebracht, in eine nach der Natur entworfene Umrißzeichnung eines Fruchtknotenlängsschnittes den Pollenschlauch schematisch einzutragen; die Übereinstimmung der schematischen Figur mit den Realverhältnissen will ich dann im Folgenden durch Teilfiguren belegen.

Der Pollenschlauch tritt, wenn er die Narbenpapillen durchwachsen hat, in das beschriebene Leitgewebe ein und folgt dessen Verlauf bis zu seiner Mündung in die Fruchtknotenhöhle. Das leitende Gewebe nimmt durch zahlreiche gleichzeitig in ihm herabsteigende Schläuche bei der Färbung mit Malachitgrün-Säurefuchsin eine glänzendrote Farbe an; am Rande der Pollenschläuche fallen dann Reihen von dunkelblau

---

2) Modilewski, J., Zur Samenentwicklung einiger Urticifloren 1908. Flora Bd. XCVIII, Heft 4, pag. 6 und 7.

gefärbten Zellen auf, die wohl zur Ernährung der Schläuche verwandt worden sind [1])

An der Erweiterung des Leitgewebes zur Fruchtknotenhöhle angelangt, wächst der Pollenschlauch über den feinen Spalt, der die Epidermis der Ovarwandung von den Parenchymzellen des Funiculus trennt, die Richtung seines Wachstums in dem leitenden Gewebe beibehaltend. Fig. 18 zeigt einen auf dem Übergang von dem Griffelgewebe in das Gewebe des Funiculus abgefaßten Schlauch. In dem Parenchymgewebe des Funiculus steigt der Pollenschlauch zunächst in senkrechter Richtung gegen den Lauf des Raphebündels hinab, nach seiner Desorganisation eine breite, schwach helle Bahn hinterlassend. In das Gefäßbündel dringt er, seine Richtung beibehaltend, ein Stück weit ein, biegt dann lotrecht nach dem Embryosack zu um und ist zwischen den prosenchymatischen Elementen des Leitbündels zu sehen, seinen Weg auch noch nach seinem Verschwinden durch einen infolge der Verdrängung der Zellen entstandenen, von zerdrückten Zellen flankierten lichten Streifen verratend.

In der Chalazagegend angelangt, tritt der Pollenschlauch aus dem Gefäßbündel in das kleinzellige, plasmareiche Gewebe des Nucellus über. An dieser Stelle waren die meisten Schläuche zu treffen; einen besonders dicken und gut gefärbten habe ich in Fig. 20 festgehalten; er ließ in seinem Inneren deutlich einen Kern erkennen. Der Pollenschlauch verfolgt seinen Weg weiter zwischen Embryosack und Integument längs des Embryosackes, diesem meist etwas genähert. Eine besondere Richtung um den Embryosack ist hierbei nicht bevorzugt; man trifft die Schläuche auf Schnitten, die oberhalb desselben geführt sind wie unterhalb, rechts wie links. In der Höhe des Eiapparates angekommen, kann der Pollenschlauch zwei Wege einschlagen: entweder er wendet sich nahezu rechtwinklig und erreicht auf dem kürzesten Wege die eine Synergide oder er steigt bis in den Scheitel der Kernwarze, dreht sich dort in spitzem Winkel um und dringt von oben her in den Eiapparat. Den ersteren Wachstumsmodus konnte ich nur einmal (Fig. 19), den letzteren des öfteren feststellen. In einem Falle war der Schlauch von seinem Austritt aus dem Gefäßbündel bis kurz vor dem Eiapparat zu sehen; in seinem im Nucellus längs des Embryosackes steckenden Teile hatte er eine tiefblaue Farbe angenommen

---

1) Siehe darüber Capus, Anatomie du tissue conducteur. Ann. de scienc. nat. bot. 1878, T. VII, 6. Ser., und Dalmer, M., Über die Leitung der Pollenschläuche bei den Angiospermen. Jenaische Zeitschr. f. Naturwissensch., Bd. XIV, N. F. VII.

(bei Färbung mit Malachitgrün-Säurefuchsin), in dem Scheitel des Nucellus schlug er einen besonders spitzen Haken, dessen Wendepunkt zwei Zellreihen unter der Oberfläche lag.

Fig. 21 illustriert den Weg eines zwischen Nucellusscheitel und Eiapparat ein Stück weit abgeschnittenen Pollenschlauches, der einen dünnen Fortsatz nach der einen Synergide entsendet.

Verzweigungen, wie sie bei den typischen Chalazogamen beschrieben werden, und wie sie Murbeck für Alchemilla arvensis wahrscheinlich gemacht hat[1]), waren in keinem Falle zu sehen, abgesehen von kleinen Ausbuchtungen, die der Pollenschlauch bei seinem Weg durch das leitende Gewebe des Griffels bei Rhus glabra bildete, doch ist nicht ausgeschlossen, daß dieselben bei dem geringen Querdurchmesser des Pollenschlauches übersehen wurden.

Interessant ist die Tatsache, daß die Pollenschläuche nur an den in der schematischen Figur angedeuteten Stellen in die Samenanlage eindrangen. Auch in den leitenden Geweben der beiden anderen Griffelkomponenten waren zwar Schläuche häufig anzutreffen, in die Samenanlage indessen sah ich sie nie eintreten. Der Grund hierfür liegt wahrscheinlich in der schon klargelegten Tatsache, daß allein das leitende Gewebe des größeren Fruchtblattes kontinuierlich in die Fruchtknotenhöhle übergeht. Die Bestäubung der Narben der beiden unfruchtbaren Carpelle erfolgt, wenn sie auf natürlichem Wege vor sich geht, vielleicht überhaupt nicht, da das größere Fruchtblatt seine Narbe ein Stück weit über die der kleineren hinaushebt.

Die Zeit, die der Pollenschlauch zu seinem Wachstum durch Griffel und Samenanlage bis zum Embryosack gebraucht hatte, betrug ungefähr 38—40 Stunden.

3. Die Befruchtung.

Die männlichen Kerne im Pollenschlauch zu verfolgen, war mir wegen deren Kleinheit nicht möglich; auch im Embryosack traf ich die Kerne erst bei ihrer Verschmelzung mit dem Eikern und dem sekundären Embryosackkern. Vor diesem Stadium waren durch den Zerfall des Pollenschlauches und der benutzten Synergide solche Massen von starkgefärbten Substanzen im Embryosack vorhanden, daß die Träger der Aura seminalis unmöglich davon gesondert werden konnten. Sehr häufig sah man das bekannte Bild, daß im Ei- und Zentralkern je ein größerer und ein kleinerer Nucleolus die halb vollzogene Amphimixis

---

1) l. c. pag. 12.

verrieten. Dieser Zustand wird durch Fig. 17 dargestellt, auf der man eine noch unversehrte Synergide, darunter das befruchtete Ei, und den mit dem zweiten männlichen Kern verschmolzenen, durch seine Größe kenntlichen sekundären Embryosackkern erblickt. Das Plasma des Embryosackes ist erfüllt mit schwarz gefärbten Klumpen und Körnern, die wohl Teile des zerfallenen Pollenschlauches darstellen, von dem sonst weder im Embryosack noch in den Geweben mehr etwas zu sehen ist. Das in der Figur gezeichnete Stadium entstammte 42 Stunden nach der Bestäubung fixiertem Material. Die Nachfärbung mit Gentianaviolett hob vorteilhaft die Strukturen der Kerne und die Nukleolen hervor.

Wie das befruchtete Ei zum Embryo heranwächst, konnte ich nicht feststellen aus Mangel an Material, das sämtlich zur Untersuchung des Pollenschlauchverlaufes seine Verwendung gefunden hatte. Mehrere Tage nach der Befruchtung waren zwar schon einige Endospermkerne gebildet, der Eikern indessen hatte sich noch nicht geteilt, sondern lag unverändert in der mit einer kräftigen Membran umgebenen Eizelle.

B. Rhus glabra und Rh. typhina.

1. Der Verlauf des Pollenschlauches.

Um Anknüpfungspunkte für eine Ableitung des Wachstumsmodus des Pollenschlauches von Rhus Toxicodendron zu finden, zog ich zum Vergleich Rhus typhina und glabra in die Untersuchung, die in der bei Rhus Toxicodendron beschriebenen Weise bestäubt und fixiert wurden. Leider hatte ein Sturm in diesem Sommer unsere männlichen Rhus typhina und glabra vernichtet bis auf ein Exemplar, das aber keinen zu Bestäubungszwecken geeigneten Pollen hervorbrachte. Denn es entwickelte zwar in seinen Antheren normale zweikernige Pollenkörner, die Antheren platzten aber nicht auf, sondern gingen mit dem zusammenklebenden Pollen vor der Reife zugrunde, eine Erscheinung, die mir auch bei manchen anderen Vertretern von Rhus typhina oder glabra auffiel. Ich war also genötigt, mir anderes männliches Material zu verschaffen und fand nach längerem Suchen in einem Garten zu Bonn ein stattliches Exemplar von Rhus glabra, mit dessen Pollen ich die weiblichen Blüten von Rhus glabra und Rhus typhina bestäubte.

Die Samenanlage von Rhus typhina und Rhus glabra besitzt einen längeren Funiculus als die von Rhus Toxicodendron und ist etwas stärker gebogen als letztere. Besonders deutlich trat an dem chalazalen Ende des Embryosackes die Hypostase bei Behandlung mit Holzstoffreagentien hervor, die oft weit um den Embryosack herumgriff.

Der Unterschied in der Größe der drei Gtiffel war nicht so ausgeprägt wie bei Rhus Toxicodendron.

Im ganzen machte das Material einen schlechten Eindruck, die Samenanlage erschien besonders um den Embryosack und in den Integumenten stark geschrumpft, einen regulären Embryosack bekam ich überhaupt nicht zu Gesicht, der schien nach seiner Ausbildung sofort degeneriert zu sein. Demgemäß gelang es mir auch in keinem Falle, den Pollenschlauch im Nucellus aufzufinden, er mußte wohl, bevor er hierhin gelangte, zugrunde gegangen sein.

In dem Leitgewebe der Griffel traf man zwar sowohl bei Rhus typhina wie bei Rhus glabra eine reiche Zahl von Pollenschläuchen, die sich vor denen von Rhus Toxicodendron an Dicke auszeichneten. Auch war an einer ganzen Anzahl von Präparaten der Übergang des Pollenschlauches über den Fruchtknotenrand und Samenanlage trennenden Spalt zu konstatieren. Fig. 22 gibt einen auf diesem Wege abgefaßten Schlauch wieder, der nahe am unteren Rande des Gefäßbündels scharf nach dem Embryosack zu umbiegt; oben die Epidermis der Ovarwandung, durch den Spalt von ihr getrennt das Parenchym des Funiculus, darunter dessen Leitbündel.

Der Funiculus erleichtert dem Pollenschlauch den Weg dadurch, daß er an der Stelle, wo der Schlauch aus dem Leitgewebe tritt, einen kleinen Höcker bildet, in den der Schlauch hineinwächst. Den weiteren Verlauf des Pollenschlauches im Raphebündel konnte ich auch noch verfolgen bis zu dessen Ende; ein Austritt aus dem Leitbündel war indessen in keinem Falle zu beobachten.

Für Rhus typhina hätte ich dasselbe Bild zu zeichnen, auch hier war der von den Pollenkörnern von Rhus glabra getriebene Schlauch soweit zu verfolgen wie bei Rhus glabra.

Dem aus dem Leitgewebe des Griffels kommenden Pollenschlauch war bei Rhus typhina das Auffinden des Raphebündels leicht gemacht, da dasselbe nahe an die Oberfläche der Samenanlage an der in Frage kommenden Stelle herantritt. Schwieriger gestaltet sich dieser Weg schon bei Rhus glabra, wo 3—4 Zellschichten das Leitbündel von der Oberfläche trennen und bei Rhus Toxicodendron, bei dem noch eine Zellschicht hinzukommt.

2. Der Fruchtansatz von Rhus typhina und glabra.

Ein auf die Befruchtung deutendes Stadium war nach dem Befund des Embryosackes natürlich nicht zu erwarten. Trotzdem setzte aber ein Teil der Blütenrispen die bekannten rothaarigen Früchte an. Da,

wie erwähnt, keine stäubenden Blüten derselben oder verwandten Spezies in der Nähe waren — zwischen den weiblichen und männlichen Vertretern von Rhus typhina und glabra befand sich, als sie noch alle vorhanden waren, ein Wall hoher Bäume und das „System" des botanischen Gartens mit Tausenden von Blüten, und doch brachten die weiblichen Rhus genannter Spezies Früchte — muß man notwendig Parthenokarpie für Rhus typhina und glabra annehmen. Auch in anderen Fällen konnte ich Fruchtansatz feststellen, ohne daß ein männliches Individium in der Nähe zu finden gewesen wäre. So bei einem Rhus typhina im Stadtwalde von Limburg a. d. Lahn und auf dem Friedhofe zu Freiendiez bei Limburg a. d. Lahn an mehreren Exemplaren derselben Art. Selbstverständlich umschlossen die Früchte keinen Keimling, sondern waren hohl bis auf ein Häufchen Staub aus der verdorrten Samenanlage.

Daß Fremdbestäubung nicht der auslösende Faktor der Fruchtentwicklung ist, wurde mir wahrscheinlich gemacht durch das Verhalten eines Teiles der Blüten von Rhus typhina, die trotz der Sättigung ihrer Narben mit Pollen (von Rhus glabra) ohne Fruchtansatz zugrunde gingen, wie auch durch die mikroskopische Prüfung unbestäubter Narben, die in seltenen Fällen ein Pollenkorn von Koniferen enthielten, sonst aber von Pollen frei waren. Den Nachweis, daß die beschriebene Erscheinung mit Parthenokarpie in dem von Noll[1]) präzisierten strengen Sinne identisch ist, müßten allerdings exakte Versuche erbringen. Bei der Diözie von Rhus glabra und Rhus typhina ist es natürlich leicht, durch Umhüllen der Blütenstände mit Gaze die Bestäubung zu verhindern.

Außer der Entartung[2]) der Parthenokarpie zeigen die Rhoideen auch sonst ein anormales Verhalten beim Fruchtansatz. Denn auf eine an die Baumschule von Simon Louis u. Frères in Metz gerichtete Anfrage, ob ihre Rhusarten guten, keimfähigen Samen lieferten, erhielt ich die Antwort, daß Rhus cotinus in der Regel durch Samen vermehrt werde, die größtenteils keimfähig seien, daß dagegen die anderen Samen dort wenig zu erhalten seien, so daß die anderen Arten durch Wurzelstecklinge vermehrt werden müßten, die man durch Zerschneiden der Wurzeln in kleine Stücke und Auspflanzen der Stücke in guten Boden erzielte. Daneben seien von manchen Arten Ausläufer zur Vermehrung zu benutzen. Die Vermehrungsweise durch Wurzelstecklinge wurde mir übereinstimmend mit vorigem auch von Dahs, Reuter u. Co. in Jüngstfeld berichtet.

1) Noll, F., Über Fruchtbildung ohne vorausgegangene Bestäubung bei der Gurke. Sitzungsber. d. niederrh. Ges. f. Natur- und Heilkunde zu Bonn 1902.

2) Noll, l. c. pag. 12.

C. Allgemeine Betrachtungen.

Durch den Nachweis des oben beschriebenen Wachstumsmodus des Pollenschlauches bei einigen Rhoideen ist die Zahl der Fälle von Chalazogamie um ein neues Beispiel bereichert worden. Eine ausführliche Übersicht über sämtliche Fälle von Chalazogamie zu geben, wie dies bei der Aufdeckung eines jeden neuen Falles von Ektropie des Pollenschlauches Brauch geworden zu sein scheint, liegt nicht in meiner Absicht, weil man sie in jeder diesbezüglichen Arbeit nachlesen kann.

Murbeck[1]) stellte in seiner Alchemillaarbeit als allgemeines Kriterium der Chalazogamie den schon von Nawaschin betonten interzellularen Wachstumsmodus des Pollenschlauches auf. Demgegenüber legen Wettstein[2]) und Porsch[3]) neben der Aporogamie auch auf das Wachstum des Pollenschlauches durch den Nucellus als integrierenden Bestandteil des Begriffes das Hauptgewicht. Dadurch blieb das Monopol der Chalazogamie für die Amentiferen erhalten, „von dieser Chalazogamie sind jene Fälle von Aporogamie wohl zu unterscheiden, in denen der Pollenschlauch durch das Integument zur Eizelle gelangt (Alchemilla, Sibbaldia, Cucurbita)"[4]).

Porsch weist ganz besonders darauf hin, daß bei Cucurbita und Alchemilla (für Sibbaldia ergibt sich die Anwendung aus der Ähnlichkeit des Fruchtknotenbaues[5]) von selbst) der Pollenschlauch durch die Stelle der früheren Mikropyle in den Nucellus eindringt und daß diese Fälle uns zeigen, „daß Porogamie durch den Mikropylarkanal oder in Ermangelung desselben Eindringen des Pollenschlauches durch das Integument, aber immer vom Eiapparate aus bei den höher stehenden Familien selbst dann zähe beibehalten wird, wenn der Pollenschlauch auf Grund des Fruchtknotenbaues genötigt ist, während der ganzen Länge seines Verlaufs interzellular zu wachsen"[6]).

Der zitierte Abschnitt bildet die Begründung zu dem vorhergehenden Satz des Porsch'schen Aufsatzes: „Die beiden Fälle (Alchemilla und Cucurbita) sind im Gegenteil meines Erachtens eine glänzende Bestätigung der hochgradigen erblichen Fixierung der Porogamie und phylogenetischen Bedeutung der Chalazogamie."

---

1) l. c. pag. 14.

2) Wettstein, R. v., Handbuch der systematischen Botanik 1910/11. 2. Aufl.

3) Porsch, O., Der Spaltöffnungsapparat von Casuarina und seine phyletische Bedeutung. Österr. Bot. Zeitschr. 1904, Nr. 2.

4) l. c. pag. 453. Wettstein.

5) l. s. pag. 667. Albanese.

6) l. c. Fußnote pag. 48.

Coulter and Chamberlain[1]) unterscheidet zwischen „true chalazogamy“ und „intermediate condition“ und stimmt mit Wettstein und Porsch darin überein, daß „true chalazogamy, therefore, has as yet been found only among the Amentiferae“, kommt aber bezüglich des Verhältnisses der echten Chalazogamie zu dem Pollenschlauchwachstum bei Ulmus, Cucurbita und Alchemilla zu anderer Ansicht. Den Eintritt des Schlauches vom „chalazal end“ aus ins Ovulum, verbunden mit der Durchdringung des Integuments statt des Nucellus, betrachtet er nämlich als intermediate condition, die „suggests, that chalazogamy is an exceptional condition derived from the ordinary route of the pollen-tube through the micropyle“. Die Übergangsreihe von Porogamie zu Chalazogamie wird in folgender Weise aufgestellt:

„In certain cases the tube reaches the micropyle by passing along more or less of the surface of the integument, and finally it penetrates deeper, entering the chalazal tissue.“ Daraus folgt, daß die Chalazogamie „would hold no relation to a primitive condition of Angiosperms or to their classifikation“.

Halliers Ansicht ergibt sich mit Notwendigkeit aus seiner Auffassung der Amentaceen als reduzierter Abkömmlinge der Terebinthaceen: „. . . . seit meiner Arbeit über die Kautschuklianen (1900), pag. 201 und 202 habe auch ich mich wiederholt in dem nämlichen Sinne ausgesprochen, daß die Chalazogamie nichts Ursprüngliches ist, sondern etwas Sekundäres, das normale Eindringen durch die Mikropyle hingegen das primäre“[2]).

Inwieweit sind nun die Verhältnisse, denen wir bei Rhus begegneten, geeignet, die Alternative: „ist die Chalazogamie eine ursprüngliche oder eine abgeleitete Erscheinung?“, im einen oder anderen Sinne zu beeinflussen?

Der Pollenschlauch von Rhus Toxicodendron folgt, wie wir sahen, zuerst dem Laufe des Leitgewebes, überquert den kleinen Spalt, der ihn von der Samenanlage trennt, wächst senkrecht in das Gefäßbündel des Funiculus, dreht nach dem Embryosack zu um, bewegt sich in dem Leitbündel bis zur Chalaza, nimmt dann seinen Weg längs des Embryosackes im Nucellus und erreicht den Eiapparat entweder von der Seite oder nach einem kleinen Umweg in dem Scheitel des Nucellus. Zweifellos liegt also hier ein Fall echter Chalazogamie in des Wortes strengster Bedeutung vor.

---

1) Coulter and Chamberlain, Morphology of Angiosperms, pag. 151.

2) Hallier, H., Über Juliania, l. c. pag. 110.

Man kann nun die Art und Weise, wie der Pollenschlauch bei Rhus zum Eiapparat gelangt, in phylogenetische Beziehung bringen zur Chalazogamie der Amentaceen und Verwandten, oder sie als unabhängig von letzteren aus der Porogamie entstanden denken. Im zweiten Falle erhält die unbedingte Auffassung der Chalazogamie als Primärerscheinung einen neuen Stoß.

Für den ersten Fall gibt Hallier eine sympathische Erklärung, indem er den interzellularen Wachstumsmodus des Pollenschlauches als Reduktionserscheinung des normalen Verlaufs durch die Mikropyle betrachtet, „für die Juglandeen nunmehr vollkommen sicher gestellt dadurch, daß wir sie im vorausgehenden durch Vermittlung von Juliania in allmählicher Reduktion von pistacienartigen Terebinthaceen abzuleiten vermochten“[1]).

Für eine nahe Verwandtschaft der Rhoideen mit den Amentaceen in von letzteren zu ersteren aufsteigender Linie, würden sich wohl nicht leicht stichhaltige Gründe geltend machen lassen.

Ob wir also eine Verwandtschaft der Rhoideen mit den Amentaceen annehmen oder nicht, ist ohne Einfluß auf die Tatsache, daß die Aufdeckung des Pollenschlauches bei Rhus uns zwingt, den Erklärungsversuchen der Chalazogamie als abgeleiteter Erscheinung von neuem unsere Aufmerksamkeit zuzuwenden.

Eine zwischen Porogamie und Chalazogamie, der ersteren genäherte Wachstumsweise des Pollenschlauches wurde neuerdings bei Acer Negundo[2]) gefunden[3]).

Bei Acer Negundo benutzt der Pollenschlauch im Griffel ein papillöses leitendes Gewebe, das ihn bis zum inneren Integument der Samenanlagen geleitet; daß äußere Integument bildet durch papillöse Ausgestaltung eines Teiles seiner Oberfläche die Fortsetzung des Leitgewebes. Von den Papillen des äußeren Integuments aus dringt der Schlauch schräg durch das innere Integument und gelangt, in dem Zwischenraum zwischen Integument und Nucellus verlaufend, auf die Oberfläche des Knospenkerns, in der er, eine kurze Strecke über seinen Scheitel hinkriechend, eindringt. Die Mikropyle von Acer Negundo ist offen und sogar sehr weit ausgestaltet.

---

1) l. c. pag. 111.

2) Hallier betrachtet die Aceraceen ebenfalls als Abkömmlinge der Terebinthaceen, l. c. pag. 252.

3) Rößler, W., Ein neuer Fall des Durchganges eines Pollenschlauches durch das Integument. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. 1911. Juliheft.

Die eigentümliche Ausgestaltung des leitenden Gewebes bei Acer Negundo zwingt förmlich zu der Frage, ob hier nicht ein Anhaltspunkt für das Verhalten des Pollenschlauches gegeben ist.

Dalmer macht in seiner Untersuchung „Über die Leitung der Pollenschläuche bei den Angiospermen" mechanische Ursachen für den Weg ektotroper Pollenschläuche verantwortlich; er faßt seine Ansicht über diesen Punkt in der Schlußbetrachtung dahin zusammen: „Man ist daher gestützt auf diese Experimente[1]) und gestützt auf den Bau des ganzen Leitapparates gewiß zu der Annahme berechtigt, daß dem Pollenschlauch das Wachstum in die Mikropyle von außen aufgenötigt wird." Die Anwendung dieser Theorie auf die Verhältnisse bei Acer Negundo ergeben dort die Mesotropie[2]) des Pollenschlauches als notwendige Konsequenz des Aufhörens des Leitgewebes vor dem Integument.

Bei Rhus müßte dann die weitere Entfernung der Mikropyle von dem Ende des leitenden Gewebes für den endotropen Verlauf des Pollenschlauches verantwortlich gemacht werden, der in dem Raphebündel einen bequemen Weg zur Erreichung seines Zieles findet. Das Vorhandensein einer Mikropyle sowohl bei Acer Negundo wie auch bei Rhus kommt dieser Betrachtungsweise sehr zu statten.

Weitere vergleichende Untersuchungen der Anacardiaceen mit der Mannigfaltigkeit ihrer Plazentationsverhältnisse wären gewiß geeignet, das Studium der den Pollenschlauch in seiner Wachstumsrichtung beeinflussenden Faktoren zu fördern; leider werden diesem durch die ungünstige geographische Verbreitung der Familie und die teilweise Korruption ihrer Geschlechtsorgane manche Hindernisse in den Weg gestellt.

D. Fragmentarische Mitteilungen aus der Entwicklungsgeschichte von Coriaria.

Im Laufe meiner Untersuchungen bemühte ich mich, den Weg des Pollenschlauches bei Coriaria klarzustellen[3]), fand aber keinen Anhaltspunkt dafür.

---

1) Strasburger's.

2) Juel, H. O., schlägt in seinen „Studien über die Entwicklungsgeschichte von Hippuris vulgaris" (Nova acta Reg. Soc. Scient. Upsaliensis, Ser. IV, Vol. 2, N. 11, Fußnote pag. 17) vor, die von Longo und Pirotta eingeführten Termini Acro-Meso-Basigamie in Acro-Basi-Mesotropie zu ändern.

3) Hallier sucht allerdings den Anschluß der Coriariaceen bei den Saxifrageen, l. c. pag. 97.

Zur Untersuchung wurde verwandt: Coriaria myrtifolia, die Herr Geheimrat Strasburger an der Riviera fixiert und mir freundlichst zur Verfügung gestellt hatte, und Coriaria terminalis, von Herrn Dr. Hallier in Ryjswyk gesammelt und fixiert.

Eine ins Einzelne gehende Schilderung der Entwicklungsgeschichte von Coriaria beabsichtigte ich nicht zu geben, da meine Aufmerksamkeit hauptsächlich auf die Alterszustände von Fruchtknoten gerichtet war, welche Befruchtungsstadien vermuten ließen.

Die Zahl der Chromosomen von Coriaria myrtifolia, die ich wie bei Rhus Toxicodendron Pollenmutterzellenteilungen und Teilungen in Wurzelspitzen abzugewinnen versuchte, ist sehr hoch; auf genauere Angaben muß ich leider verzichten, da die Chromosomen durch ihre außerordentliche Kleinheit und hohe Zahl (ich schätzte haploid 40, diploid 80) sich einer genauen Zählung entziehen oder zum mindesten die Lösung dieser Aufgabe zu einer sehr zeitraubenden, schwierigen und anfechtbaren gestalten.

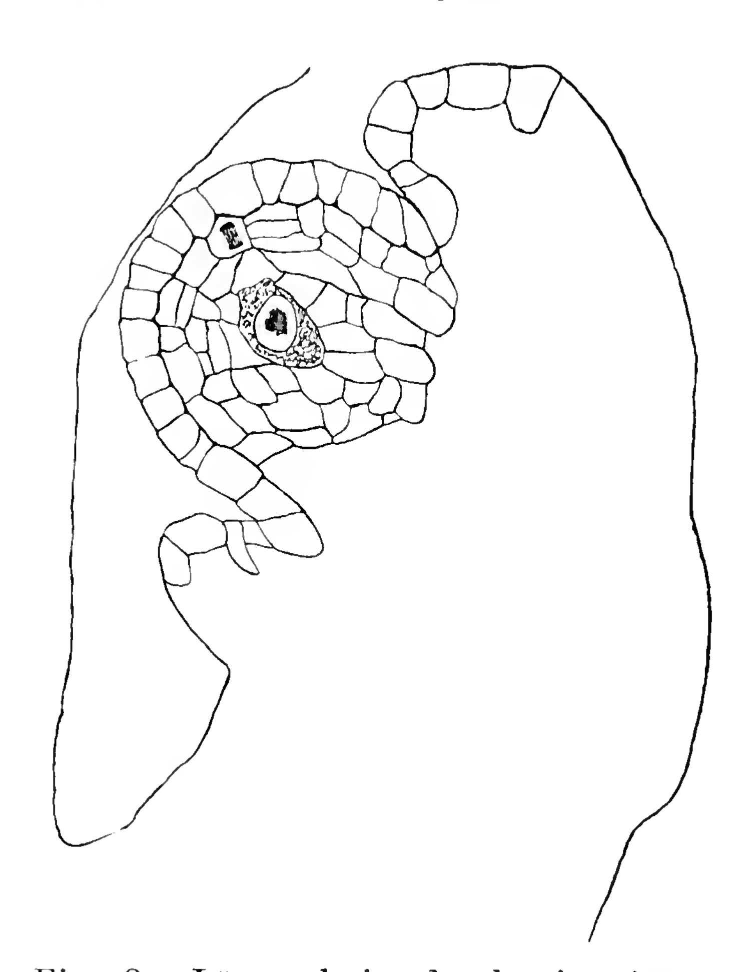


Fig. 3. Längsschnitt durch eine junge Samenanlage von Coriaria myrtifolia, die Embryosackmutterzelle in Synapsis. Obj. 7, Ok. 3.

Die Entwicklungsgeschichte des Embryosackes gibt über verwandtschaftliche Beziehungen der Coriariaceen ebenfalls keinen Aufschluß, sie verläuft in typischer Weise.

Eingeleitet durch die Differenzierung einer einzigen Embryosackmutterzelle (Textfig. 3) setzt sie sich fort in der Bildung von vier Makrosporen (Fig. 24 u. 25), deren eine, anscheinend die gegen die Chalaza gelegene, dem Embryosack den Ursprung gibt. Der fertige Embryosack erscheint stark in die Länge gezogen. Mit der Bildung eines normalen Eiapparates, bestehend aus zwei Synergiden und einer Eizelle, dreier Antipoden und zweier sich aneinanderlegender, aber erst nach der Befruchtung verschmelzender Polkerne, findet die Entwicklung des weiblichen Geschlechtsapparates ihren Abschluß.

Die Befruchtung geht gleichfalls in typischer Weise vor sich: ein generativer Kern verschmilzt mit dem Eikern, der andere mit einem

der beiden Polkerne, dem sich dann auch der zweite Polkern vereinigt (Fig. 26).

An Bildern, die die beiden männlichen Kerne noch ziemlich scharf umrissen neben Eikern bzw. Zentralkernen erkennen ließen, konnte der Pollenschlauch schon nicht mehr wahrgenommen werden.

Auf Anregung Hallier's hin untersuchte ich Querschnitte durch jüngere und ältere Zweige von Coriaria myrtifolia auf rindenständige Gefäßbündel in den Zweigkanten, wie sie für Buxus[1]) angegeben sind; bei Coriaria myrtifolia sind sie nicht vorhanden.

Zusammenfassung.

1. Die Annahme Robertson's, daß die Diözie von Rhus Toxicodendron in neuerer Zeit erst entstanden sei, wird dadurch bestätigt, daß die männlichen Blüten in der Samenanlage ihres Ovarrudiments einen vollständigen Embryosack mit Eiapparat, Zentralkern und Antipoden ausbilden.

2. Die Pollenentwicklung verläuft normal; die Zahl der Chromosomen von Rhus Toxicodendron beträgt haploid 15, diploid 30.

3. Der Fruchtknoten der männlichen Blüten entsteht durch Verwachsung dreier Carpelle, von denen eines durch Einfaltung die Ovarhöhle liefert.

4. Die Embryosackentwicklung in den männlichen Blüten geht in typischer Weise von statten.

5. Die Entwicklung von Fruchtknoten, Samenanlage und Embryosack der weiblichen Blüten ist dieselbe wie die der betreffenden Organe der männlichen.

6. Die drei Fruchtblätter bilden durch ihre Einfaltung je ein leitendes Gewebe aus, doch kommuniziert nur das Leitgewebe des fruchtbaren Carpids mit der Ovarhöhle.

7. Die Mikropyle von Rhus Toxicodendron ist offen.

8. Am Chalazaende des Embryosackes ist eine Hypostase vorhanden.

9. Der Pollenschlauch von Rhus Toxicodendron folgt dem Leitgewebe, wächst quer über den Spalt, der die Fruchtknotenwand von der Samenanlage trennt, steigt in das Gefäßbündel des Funiculus, in

---

1) Solereder, H., Systematische Anatomie der Dicotyledonen. Ergänzungsbd. 1908, pag. 293.

dem er bis zur Chalaza vordringt, wächst parallel dem Embryosack im Nucellus und gelangt zum Eiapparat von der Seite aus oder nach einem Umweg im Nucellusscheitel.

10. Die Befruchtung ist die normale doppelte.

11. Der Pollenschlauchverlauf von Rhus typhina und glabra ist, soweit er verfolgt werden konnte, der gleiche wie bei Rhus Toxicodendron.

12. Bei Rhus typhina und glabra tritt, wenn die Bestäubung unterbleibt, Parthenokarpie an die Stelle der normalen Fruchtbildung.

13. Die Embryosackentwicklung bei Coriaria verläuft in typischer Weise.

14. Die Befruchtung vollzieht sich wie bei Rhus Toxicodendron, die Polkerne verschmelzen erst nach der Befruchtung.

15. In den Zweigkanten von Coriaria myrtifolia konnten keine rindenständigen Gefäßbündel beobachtet werden.

Benutzte Literatur.

1. Albanese, N., Ein neuer Fall des Endotropismus. Sitzungsber. d. kais. Akad. d. Wissensch. zu Wien 1904, Bd. CXIII, 1. Abt.
2. Capus, Anatomie du tissue conducteur. Ann. d. scienc. nat. bot. 1878, 6 Ser., T. VII.
3. Coulter and Chamberlain, Morphology of Angiosperms.
4. Dalmer, M., Über die Leitung der Pollenschläuche bei den Angiospermen. Jenaische Zeitschrift f. Naturw., Bd. XIV, N. F. VII.
5. Engler-Prantl, Natürl. Pflanzenfam. Bd. III, 4 und 5.
6. Hallier, H., Über Juliania, eine Terebinthaceengattung mit Cupula, und die wahren Stammeltern der Kätzchenblütler. Beih. z. bot. Zentralbl. 1908, II. Abt., Bd. 23.
7. Juel, H. O., Studien über die Entwicklungsgeschichte von Hippuris vulgaris. Nova acta Reg. Soc. Scient. Upsaliensis, Ser. IV, Vol. 2.
8. Knuth, Blütenbiologie 3, 1.
9. Modilewsky, J., Zur Samenentwicklung einiger Urticifloren. Flora 1908, Bd. XCVIII, Heft 4.
10. Murbeck, S., Über das Verhalten des Pollenschlauches bei Alchemilla arvensis und das Wesen der Chalazogamie. Lunds Univ. Arsskrift. Bd. XXXVI, Afdeln 2, No. 9.
11. Noll, F., Über Fruchtbildung ohne vorausgegangene Bestäubung bei der Gurke. Sitzungsber. d. niederrh. Ges. f. Natur- und Heilkunde zu Bonn 1902.
12. Porsch, O., Der Spaltöffnungsapparat von Casuarina und seine phyletische Bedeutung. Österr. Bot. Zeitschr. 1904, Nr. 2.

13. Rößler, W., Ein neuer Fall des Durchganges eines Pollenschlauches durch das Integument. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. 1911. Juliheft.

14. Robertson, Charles, Flowers and Jnsects XVII. Bot. Gaz., Vol. XXII.

15. Solereder, H., Systematische Anatomie der Dicotyledonen. Ergänzungsbd. 1908.

16. Strasburger, E., Über geschlechtsbestimmende Ursachen. Jahrb. f. wissensch. Bot. 1910, Bd. XLVIII.

17. van Tieghem, L'hypostase dans l'ovule et la graine des Rosacées. Ann. d. scienc. nat. 1902, T. XVI, 8. Ser. bot.

18. Wettstein, R. v., Handbuch der systematischen Botanik 1910/11. 2. Aufl.

Figurenerklärung zu Tafel X und XI.

Die Bilder sind teils mit dem Leitz'schen Zeichenprisma, teils mit dem Abbe'schen Zeichenapparat in Objekttischhöhe entworfen.

Die Färbung ist, wenn keine besonderen Angaben gemacht sind, Eisenhämatoxylin.

Fig. 1—21. Rhus Toxicodendron.

Fig. 1. Kernplatte einer Pollenmutterzelle. Leitz Imm. $^1/_{16}$ Ok. 5.

Fig. 2. Kernplatte einer sich teilenden Dermatogenzelle aus der Wurzelspitze. Zeiss Imm. 2,0. Comp. Ok. 12.

Fig. 3—15. Embryosäcke männlicher Blüten.

Fig. 3. Längsschnitt durch die Spitze einer jungen Samenanlage, die Embryosackmutterzelle zeigend. Leitz Imm. $^1/_{16}$ Ok. 1.

Fig. 4. Embryosackmutterzelle in Synapsis. Leitz Imm. $^1/_{16}$ Ok. 3.

Fig. 5. Embryosackmutterzelle in Diakinese. Zeiss Imm. 2,0. Comp. Ok. 12.

Fig. 6—15. Leitz Imm. $^1/_{16}$.

Fig. 6. Heterotypische Teilung Ok. 3.

Fig. 7. Homöotypische Teilung Ok. 3.

Fig. 8. Tetrade im Embryosack Ok. 3.

Fig. 9. Primärer Embryosackkern Ok. 1.

Fig. 10. Erste Teilung im Embryosack.

Fig. 11—15. Ok. 1.

Fig. 11. Zweikerniger Embryosack.

Fig. 12. Vierkerniger Embryosack (aus zwei Schnitten komb.).

Fig. 13. Dritte Teilung im Embryosack (aus zwei Schnitten komb.).

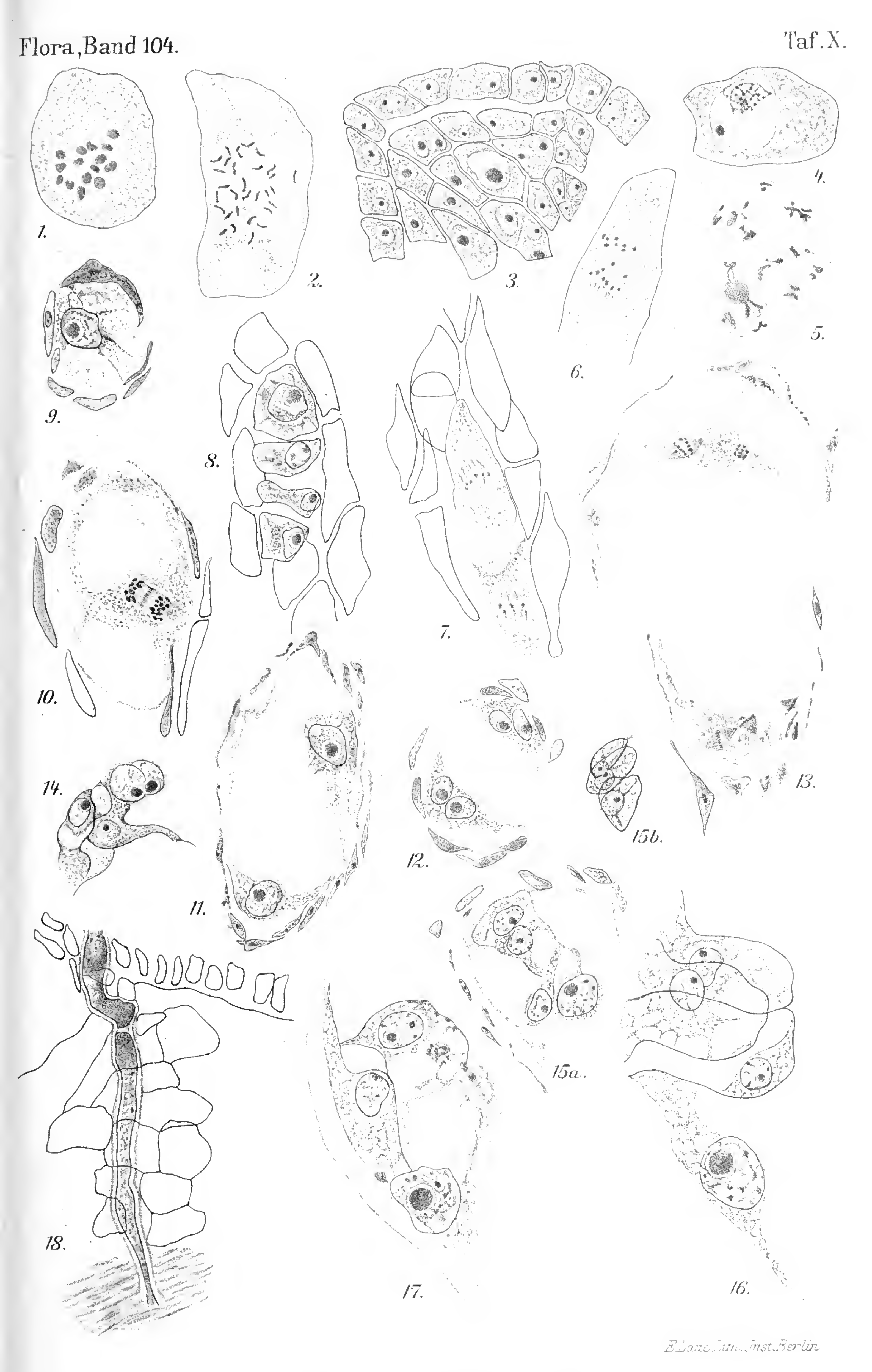
Fig. 14. Verschmelzung der Pollkerne, eine Synergide weggeschnitten.

Fig. 15a. Eiapparat des fertigen Embryosackes mit Zentralkern.
Fig. 15b. Die zugehörigen Antipoden.

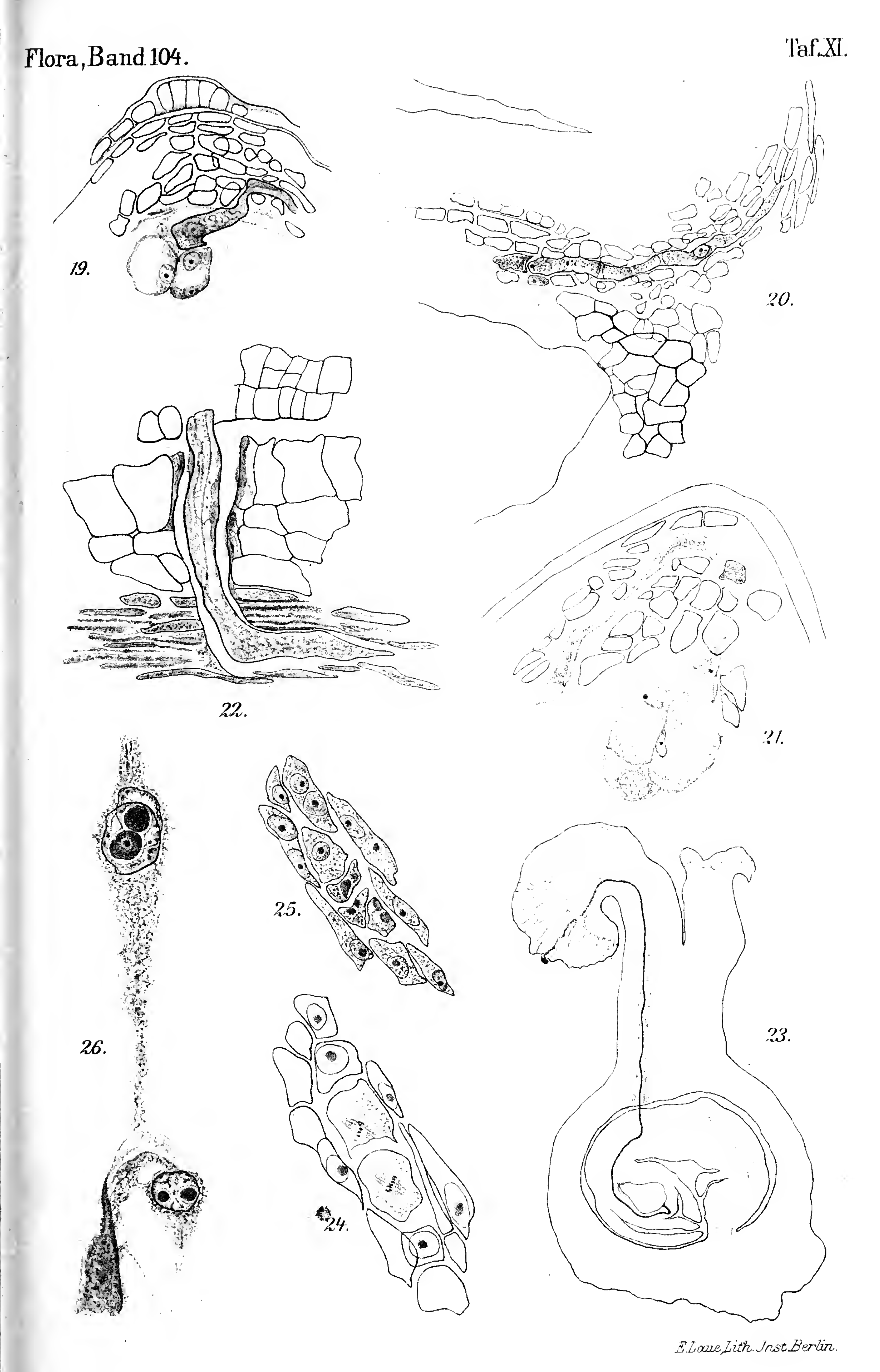
Fig. 16 und 17. Embryosäcke weiblicher Blüten. Hämatoxylin-Gentiana.
Fig. 16. Embryosack vor der Befruchtung.
Fig. 17. Embryosack nach der Befruchtung.

Fig. 18—21 Obj. 7; Fig. 18—20 Ok. 3, Fig. 21 Ok. 4. Malachitgrün-Säurefuchsin.
Fig. 18. Pollenschlauch, den Ovarrand (oben) und Samenanlage trennenden Spalt überwachsend, in das Leitbündel des Funiculus eintretend.
Fig. 19. Pollenschlauch, den Eiapparat von der Seite aus erreichend.
Fig. 20. Pollenschlauch, aus der Chalaza in den seitlich vom Embryosack liegenden Teil des Nucellus wachsend.
Fig. 21. Pollenschlauch in der Nucellusspitze.
Fig. 22. Rhus glabra. Pollenschlauch, aus dem leitenden Gewebe des Fruchtblattes in die Samenanlage tretend. Oben Epidermis der Fruchtknotenhöhle, tiefer, durch einen Spalt von ihr getrennt, das Gewebe der Samenanlage, zu unterst das Gefäßbündel des Funiculus. Leitz Imm. $^1/_{16}$ Ok. 1. Hämatoxylin-Gentiana.
Fig. 23. Natürliches Umrißbild des Fruchtknotenlängsschnittes mit schematisiertem Pollenschlauch.

Fig. 24—26. Coriaria. Leitz Imm. $^1/_{16}$, 24 Ok. 3, 25. u. 26. Ok. 1.
Fig. 24. Coriaria myrtifolia. Homöotyp. Teilung der Embryosackmutterzelle, die eine Spindel beschädigt.
Fig. 25. Coriaria myrtifolia. Embryosacktetrade. Lage: Oben Chalaza, unten Mikropyle.
Fig. 26. Coriaria terminalis. Embryosack nach der Befruchtung.



Verlag von Gustav Fischer in Jena.



E. Laue, Lith. Inst. Berlin.

Verlag von Gustav Fischer in Jena.

Beiträge zur Ökologie der insektivoren Pflanzen.

Von Günther Schmid.

(Mit Tafel XII und XIII und einer Abbildung im Text.)

Einleitung.

Im allgemeinen ist der Gedanke sehr verbreitet, als seien die insektivoren Pflanzen allein auf den Stickstoff der Insektenbeute angewiesen, und als sei nur darin der Sinn der Insektivorie zu sehen. Wenige Autoren nur (z. B. Czapek, Jost, Wiesner u. a.) machten sich von dieser einseitigen Auffassung frei und wiesen auch auf den Bezug von anderen wertvollen Aschenstoffen hin, und Stahl betonte in seiner Arbeit über die Mycorhyzenbildung eindringlich die Vielseitigkeit des Ernährungsbedürfnisses der insektivoren Pflanzen. Bisher aber fehlten entscheidende Tatsachen, irgendwelche Untersuchungen lagen nicht vor. Stets war auch unklar, wie sehr die Insektivoren animalische Beute auszunutzen imstande seien, ob nicht etwa die Erfüllung von Bedürfnissen in zweiter Linie auch die Ausnutzung anderer, immerhin wertvoller Stoffe nach sich ziehen müsse. Ferner schien es der Untersuchung wert, die histologischen Verhältnisse auf Beziehungen zu der eigenartigen Ernährungsweise dieser Pflanzen durchzusehen.

Vorliegende Arbeit wurde 1910—1911 im botanischen Institut der Universität Jena auf Anregung und unter Leitung von Herrn Professor Dr. E. Stahl ausgeführt. Ich bin für Unterstützung und Ratschläge meinem hochverehrten Lehrer sehr dankbar.

Ferner bin ich für Zuwendung von Pflanzenmaterial oder briefliche Nachrichten Dank schuldig den Herren J. Bornmüller (Weimar), Prof. L. Diels (Marburg), Dr. R. Marloth (Capstadt) und Prof. E. Zacharias † (Hamburg).

Die Niederschrift dieser Arbeit wurde am 15. September 1911 abgeschlossen.

I. Die mineralische Ernährung der Insektivoren auf normalem Wege.

Bewurzelung. Ch. Darwin (pag. 15, 259, 300 und 333) machte auf die dürftige und wenig gegliederte Bewurzelung von Drosera, Dionaea,

Drosophyllum und Pinguicula aufmerksam und glaubte sie zur Insektivorie in Beziehung setzen zu dürfen. Er erwog, ob nicht die Wurzeln dieser Pflanzen wesentlich nur im Dienste einer Wasserversorgung stünden, während die Nährsalze (Stickstoffverbindungen) zum größten Teil aus den Beuteobjekten entnommen werden möchten. Freilich hätten die Wurzeln die Fähigkeit, Salze aufzunehmen, durchaus noch nicht eingebüßt, was ihm die Absorption von Ammoniumkarbonat bei anderer Gelegenheit deutlich gezeigt hatte (pag. 125). Gleichzeitig bemerkte F. Cohn die auffällige Wurzellosigkeit bei der untergetauchten Aldrovandia und sah unabhängig von Darwin eine Erklärung dieser Erscheinung in der Beteiligung der als Insektenfallen organisierten Blätter bei der mineralischen Ernährung der Pflanze. Ja, der Mangel an Wurzeln verbunden mit der Ausbildung blasenförmiger Blattgebilde waren Anzeichen, die ihn zur Entdeckung der insektivoren Eigenschaften von Utricularia führten.

Seitdem sind über die Frage nach dem Verhältnis zwischen Wurzelausbildung und Insektivorie oft Äußerungen hier und da gefallen, ohne daß eine eingehendere Prüfung aller Umstände dabei zugrunde gelegen hätte. Sie stimmen der Auffassung nach entweder Darwin und Cohn zu [so Heinricher (II)] oder verwerfen — beispielsweise Pfeffer, Czapek, Oels, Fraustadt, Wiesner, Drude (I) — ihre Begründung als wertlos, da auch andere Wasser- und Sumpfpflanzen keine größeren zur Aufnahme von Salzen bestimmte Organe besäßen.

Freilich ist eine durchgreifende Untersuchung der Verhältnisse schwierig und nur soweit zu einem Ende zu bringen, als es überhaupt ökologische Fragen einstweilen zulassen.

Tatsächlich ist es so und durch die Studien Freidenfelt's (I) deutlich herausgestellt worden, daß über einen gewissen Wassergehalt des Bodens hinaus eine Rückbildung des Wurzelsystems eintritt. Z. B. kommt Parnassia palustris auf nassem Sumpfboden und gering durchfeuchteter Unterlage vor und bildet dann immer nur in letzterem Falle reich verzweigte Nebenwurzeln, während es ihr sonst oft vollkommen an Nebenwurzeln mangelt. Ob an diesen Rückbildungserscheinungen lediglich die starke Nässe mit ihrer größeren Gefahr zur Fäulnis oder die durch die Feuchtigkeit bedingte Verminderung des Porenvolumens im Boden und geringere Permeabilität für Luft schuld sind oder beide Faktoren zusammen, ist noch ungewiß. Jedenfalls ist gut verständlich, bei einiger Betrachtung der Hygrophyten außer den Insektivoren noch andere schwach bewurzelte Arten finden zu müssen. Freidenfelt führt als gänzlich nebenwurzellos an: Ranunculus pygmaeus, Scirpus

parvulus, Hydrocotyle vulgaris, Saxifraga rivularis. Allein allerlei hygrophile Pflanzen mit geringer Bewurzelung anführen zu wollen, wäre hier nutzlos. Abgesehen davon, daß beim Vergleich die Entwicklung der oberirdischen Teile in Betracht gezogen werden müßte, darf man nicht vergessen, daß bei der Frage nach der Reduktion der Insektivorenwurzeln weder absolute noch relative Ausbildung des Wurzelsystems interessieren kann, sofern nicht ausdrücklich die jeweiligen Nährbedingungen des Bodens herangezogen werden.

Aus Mangel an Material ist es mir bei dieser Frage nur möglich auf die deutschen Drosera-Arten einzugehen. Hier ist ja ohnehin bekannt und in den Lehrbüchern vertreten, daß sie vorzüglich auf nährstoffarmen Böden vorkommen. Doch diese Tatsache erscheint nicht genügend, da man sich sagen sollte, daß gerade die Orte, wo der Kampf um den Nährsalz bietenden Boden ausklingt, wo also die geringste Vegetation besteht und dennoch gutes, typisches Gedeihen von Drosera, besonders für diese Erörterung ergiebig seien. Falls der Wettbewerb mit anderen Pflanzen gelegentlich ausgeschaltet oder gering sein sollte, vermöchten möglicherweise einzelne Arten Drosera auf normalen, nährstoffreichen Böden zu wachsen. Das scheint mit deutlich daraus hervorzugehen, daß ich auf 1½ %igem Agar, der 0,2 % Knopsches Nährsalz enthielt, monatelang aus Samen gezogene kleine Exemplare von Drosera rotundifolia halten konnte, während von natürlichen Standorten genommene Individuen in normaler Knopscher Wasserkultur zu stattlichen Pflanzen heranwuchsen. Ferner beobachtete ich im letzten Sommer auf einer mit Pferdemist bestreuten Heidefläche zwischen Bollberg und Mörsdorf im Altenburgischen viele schöne Exemplare von Dr. rotundif., manchmal sogar inmitten von Misthäufchen erwachsen. Die Abneigung gegen Kalksalze scheint auch nicht so groß zu sein, wie man vermuten könnte. Hatten doch meine eben erwähnten Nährsubstrate immerhin 0,1 % Kalziumnitrat, was die Reizfähigkeit der Tentakel nicht im mindesten beeinflußt hatte. Die Correns'schen Feststellungen können sich also nur auf augenblickliche Wirkungen des Kalziums beziehen, oder es wird vielleicht, wie Correns schon andeutete und neuere Arbeiten über den Antagonismus zwischen den Bodensalzen wahrscheinlich machen, der Einfluß des Kalziums durch die übrigen Salze stark herabgemindert.

Daß eben Drosera befähigt ist, Bestände bildend noch auf den dürftigsten Orten — eines Hochmoores beispielsweise — auftreten zu können, gibt für die Beurteilung des Wurzelsystems den Ausschlag. So ist oft zu beobachten, wie an neuen Torfstichen Drosera-Arten an den Wänden sich ansiedeln und lange Zeit einzige Bewohner bleiben (vgl. auch

M. Düggeli). Daß hieran die Flugeinrichtungen der Samen nur z. T. die Ursache sind, ist ganz klar. Gute Bilder von der Besiedelung und Gliederung von Hochmooren haben wir durch die Arbeiten C. A. Weber's erhalten, besonders durch die Monographie des großen Moors von Augstumal im Memeldelta. Hier sind wir nun in den Stand gesetzt, im einzelnen die Beziehung zwischen Nährstoffgehalt des Bodens und der Vegetation ausfindig zu machen:

Zonenweise erfolgt vom Rande nach der Mitte — den höheren Partien — des Moores zu ein allmähliches Abnehmen des Aschengehaltes in Boden und Bodenwasser, und nur in den mittleren Teilen, d. h. den nährstoffärmsten, sind Drosera anglica und rotundifolia zu Hause. Wie steht es hier mit den Begleitpflanzen und ihrer Bewurzelung?

Weber nennt neben Torfmoos und der Flechte Cladonia uncinalis: Scripus caespitosus, Eriophorum vaginatum, Scheuchzeria palustris, Rhynchospora alba, Vaccinium Oxycoccos, Andromeda polifolia und — Drosera anglica, Dr. rotundifolia. Das ist eine recht spärliche Vegetation, die ohne weiteres die einzigartige Stellung der Insektivoren hinsichtlich der Bewurzelung auffällig zeigt.

Vaccinium Oxycoccos und Andromeda, wie die Vacciniaceen und Ericaceen überhaupt, haben Wurzelverpilzung, und zwar, wie seit B. Frank's Entdeckung allgemein bekannt ist, endotrophische Mycorhiza. Wir dürfen also mit Sicherheit — um so sicherer durch die Vermutungen, die Fuchs und Weyland hinsichtlich der endotrophen gegenüber der exotrophen Verpilzung jetzt haben aufkommen lassen — annehmen, daß diese Pflanzen vermittels der Wurzelpilze die schwer erreichbaren, d. h. für die Pflanze sonst unlöslich gebundenen Stoffe des Humus zugeführt bekommen. Überdies hat neuerdings Ch. Ternetz aus den Wurzeln der Vacciniaceen und Ericaceen, u. a. von Vacc. Oxycoccos und Andromeda, Pyknidenpilze der Gattung Phoma isolieren können, die im ausgeprägten Maße, ja von allen bis jetzt bekannten stickstoffbindenden Organismen die höchste relative Menge an Stickstoff aus der atmosphärischen Luft assimilieren sollen. Hinzuweisen wäre hier ferner auf das geringe Wachstum von Vacc. Oxycoccus und Andromeda polifolia und den geringen Stoffverlust durch den seltenen Blattabfall der immergrünen Blätter. Für alle von Frank a. a. O. untersuchten Ericaceen und Vacciniaceen (u. a. Andromeda, Vacc. Oxycoccos, Ledum palustre) ergeben sich mäßig häufig verzweigte Wurzeln von verhältnismäßig großer Länge und haarförmiger Dicke (0,05—0,07 mm, bisweilen nur 0,03 mm). Wurzelhaare fehlen ausnahmslos, und die Absorption geschieht durch die voluminöse Epidermis.

Die oben genannten Cyperaceen und Scheuchzeria sind nicht mykotroph, haben aber ein ausgeprägtes Wurzelsystem, das 45—75 cm tief in den Boden eindringt.

So bleibt also Dosera übrig.

Die geringen Maße ihrer Wurzeln sind ja schon öfter mitgeteilt worden. Nach Darwin (pag. 15) finden sich zwei oder drei „leicht geteilte" Zweige von ½ bis 1 Zoll Länge. Heinricher (II), der die Wurzellosigkeit der Keimpflanze entdeckte, erwähnt bei Dr. capensis nur eine voll funktionierende, meist unverzweigte Wurzel von 16—20 cm Länge, eine abgestorbene und eine in Ausbildung begriffene. Starke Exemplare von Dr. rotundifolia hatten nach ihm eigentlich nur zwei bis drei diesjährige, funktionstüchtige Wurzeln. Bei 10 Exemplaren von auf Sphagnum gewachsenen Dr. rotundifolia, die ich selbst im Spätsommer in einem Moore bei Hamburg beliebig auswählte, waren alle Wurzeln der vorigen Jahre konserviert, so daß ich im ganzen eine Schar von 70 Wurzeln messen konnte. Jede Pflanze hatte nur ein bis drei, höchstens vier intakte Wurzeln, alle übrigen waren geschrumpft, gehörten früheren Jahren an. Die Wurzellänge betrug 2—44 mm (alle 70 Wurzeln gemessen), die mittlere jedoch 15 mm.

Hiernach scheint es bei der Dürftigkeit des Substrates ohne weiteres einleuchtend, daß das Wurzelsystem der Drosera zur mineralischen Ernährung nicht hinreichend ausgebildet sei. Allein der rein morphologische Vergleich dürfte doch nicht hinreichen, zumal gerade eine starke Ausbildung der Wurzelhaare zu bemerken ist und wir zunächst auch nichts über die Leistung dieser Wurzeln und über die Stärke der Wasserdurchströmung in der Pflanze wissen. Es ist in diesem Zusammenhange auffällig, daß die Wurzelhaare bei Drosera (rotundifolia und capensis geprüft) sowohl wie bei Dionaea völlig resistent gegen Chromsäure sind, ja, daß bei Dr. rotundifolia selbst die Rindenzellen lange dem Angriff dieser Säure Widerstand leisten. Die Zellwände werden in diesen Fällen verkorkt sein, und auch das gibt zunächst keinerlei entscheidende Winke für die Beurteilung der Wasseraufnahme, wennschon Freidenfelt (II) in dieser Erscheinung und verwandten Bildungen bei Hygrophytenwurzeln eine Herabsetzung der Absorption vermutet.

Es ist klar, daß unter den Standortverhältnissen der Drosera, — und vielleicht auch der übrigen Insektivoren — die Wasserdurchströmung der Gewebe eine bei weitem energischere sein müßte, als bei den übrigen Moorpflanzen und besonders auch der Arten normaler Böden, falls der Mineralbedarf auf dem Wege durch die Wurzel gedeckt werden

sollte. Um eine Vorstellung zu anderen Substraten zu geben, stelle ich hier die Werte zusammen, wie sie in Weber's obengenannter Abhandlung über das Hochmoor Augstumal und in Ramann's Bodenkunde zu finden sind. 100 Teile Trockensubstanz des Bodens enthielten:

	Augstumal-Moor, speziell Standort der Drosera, nach Weber	Diluvialer Lehmboden nach E. Ramann's Bodenkunde, pag. 209
Kali	0,044	1,06
Phosphorsäure .	0,075	0,18
Kalk	0,217	2,86
Magnesia . . .	0,138	0,88

In Verhältniszahlen ausgedrückt ergeben sich:

	Augstumal-Moor		Diluvialer Lehmboden
Kali	1	:	24,0
Phosphorsäure .	1	:	2,4
Kalk	1	:	13,1
Magnesia . . .	1	:	5,9

Leider fehlen bei Ramann Angaben über den Stickstoffgehalt. Mit Kiefernwald-Rohhumus verglichen, ergibt sich zwischen diesem und dem des oben genannten Drosera-Standortes hinsichtlich des Stickstoffes die Proportion 27,3 : 1 (s. Wollny, Die Zersetzung der organischen Stoffe und die Humusbildungen, pag. 225).

Bei weitem zu klein sind diese Zahlen, wenn man berücksichtigt, daß der Torfboden ein geringeres spezifisches Gewicht als andere Böden besitzt, dann vor allem, daß er einen bedeutend höheren Wassergehalt hat. Die spärlichen Nährstoffe eines Torfbodens sind also viel diffuser im Raum verteilt als in irgend einem anderen Substrate.

Die Frage, ob die Insektivoren hinreichende, ob reduzierte Bewurzelung haben, läuft auf eine Untersuchung ihrer Wasserdurchströmung hinaus.

Wasserdurchströmung. Zuerst hat E. Stahl (II) in seiner Arbeit über den Sinn der Mycorhiza auf die Bedeutung der Wasserdurchströmung einer Pflanze für die Beurteilung der Größe der normalen Nährsalzzufuhr hingewiesen. Bei der Gelegenheit waren ihm die Insectivoren als besonders stark durchströmt aufgefallen. Und tatsächlich sind auch zum mindesten die deutschen Arten in die Reihe der Pflanzen mit starkem Transpirationsstrom zu stellen. Aber das läßt noch nicht auf die Ökologie der Nährsalzversorgung unter natürlichen Verhältnissen schließen. Man könnte zunächst in der Erscheinung der Tropfenbildung an den Tentakeln — an Drosera gedacht — wie bei reger Hyda-

thodentätigkeit bei anderen Gewächsen, ein Anzeichen schnellen Wasserverkehrs in der Pflanze erblicken. Jedoch die Sekretion arbeitet sparsamer als vorauszusehen war.

1. Versuch: Drosera binata. Junges, einziges Blatt einer Topfpflanze mit ca. 50 großen Randtentakeln, die sämtlich mit großen Sekrettropfen behängt waren. Der Topf wurde neu mit Regenwasser begossen und unter eine Glasglocke gestellt, so daß die Luft unter der Glocke bald dampfgesättigt sein mußte. Vorher war an zwei vorsichtig mit Tusche signierten Tentakeln der Sekrettropfen mit Stückchen Fließpapier weggesaugt worden. Eine Reizung geschah nicht. Beginn des Versuches 7. Mai abends 10 Uhr, Temperatur 14° C. Die Pflanze wurde vom nächsten Morgen an etwa alle 2 Stunden mit der Lupe beobachtet, ohne daß die Glocke abgedeckt zu werden brauchte. Aus dem Protokoll, nach langer Beobachtungszeit, die keinerlei Veränderung brachte: 9. Mai, morgens ½8 Uhr (d. i. nach 33½ Stunden): ein Tentakel mit leidlich großem Tropfen, der andere mit wenig Sekret. Abends 7 Uhr (d. i. nach 45 Stunden): der eine Sekrettropfen in der Größe normal! 10. Mai, abends 9 Uhr (nach 71 Stunden): erst jetzt beide Sekrettropfen normal.

2. Versuch: Wiederholung des vorigen Versuches an einem kräftigen Exemplar von Drosera capensis. Topf in einer Schale mit Regenwasser. Die Blätter wurden noch besonders mit einer feinen Spritze mit Tröpfchen übersprüht. Zwei Tentakel waren ihres Sekretes beraubt. Beginn 11. Mai, abends 9 Uhr, Temperatur 19,5° C. Im Protokoll: mit der Lupe nachgesehen: 12. Mai, morgens 9 Uhr, mittags 2, abends 6½, 10½ Uhr; 13. Mai, morgens 9, abends 9 Uhr; 14. Mai morgens 8, abends 11 Uhr. Erst am 15. Mai, morgens 8 Uhr, d. i. nach 83 Stunden, beobachtete ich an einem der markierten Tentakel einen nahezu normalen Tropfen, an dem anderen nur Spuren Sekret. Am 16. Mai, morgens 8 Uhr (nach 107 Stunden) ein Tentakeltropfen normal, der andere klein.

Diese beiden Versuche zeigen deutlich, wie langsam von den Tentakeln beseitigte Sekrettropfen regeneriert werden, bei Dr. binata nach ca. 45, bzw. 71 Stunden, bei Dr. capensis erst nach ca. 100 Stunden. Dieser Fall tritt unter natürlichen Verhältnissen immer dann ein, wenn die Tentakel bei einer Insektenfütterung in Funktion gewesen sind und nun sekretlos einer Erneuerung der Sekrettropfen harren.

Ungleich schneller erfolgte die Ausscheidung, wenn an das tropfenlose Tentakel ein minimales Stückchen Zucker angebracht wurde: schon nach 5 Minuten war Sekretumhüllung des Zuckers gut sichtbar und nach 15 Minuten ein Tropfen normaler Größe erreicht. Dasselbe erfolgte bei vorsichtigem Anbringen von kleinen Stückchen getrockneten Hühner-

eiweißes. Ohne daß eine Reizbewegung eingetreten war, konnte man nach 10 Minuten einen Normaltropfen beobachten.

Um festzustellen, ob das Sekret selbst auf die Sezernierungstätigkeit einwirke, legte ich auf Tentakelköpfe mit beseitigten Tropfen vorsichtig die Enden abgeschnittener Tentakel mit getrocknetem Sekret. Die Regeneration zum normalen Drüsentropfen erfolgte: 1. in 50 Minuten, 2. nach 30 Minuten, 3. nach 25 Minuten (später dieses Tentakel eingebogen, war demnach gereizt), 4. nach 40 Minuten. Diese Versuche waren an Dr. rotundifolia angestellt worden.

Die Drüsen von Drosera sind demnach den Nektarien mit extrazellularen Sekretionsflüssigkeiten anzugliedern. Eine allzugroße Bedeutung bei der Bildung eines energischen Wasserstromes in der Pflanze ist ihnen nicht zuzuschreiben. Es kommt hier nie zu einem Abtropfen, zu einer Guttation, wie bei ausgeprägten Hydathoden. Das Sekret ist eben viel zu wertvoll und muß jeden Augenblick zum Fangen von Insekten bereit gehalten werden. Selbst herabfallender Regen beseitigt den zähen, schleimigen Drüsensaft nicht. Andererseits dürfen diese Sekrettropfen nicht allzuleicht eintrocknen, falls sie noch bei starkem Sonnenschein und geringer Luftfeuchtigkeit wirksam sein sollen. Gerade Drosera wird oft während einiger Tagesstunden heißer, verhältnismäßig trockener Luft auf unseren Mooren ausgesetzt. Ich habe öfters Drosera rotundifolia in Norddeuschland und Thüringen mit glänzenden Tropfen besetzt auf Torfstichen mit völlig trockener Oberfläche beobachtet, oder einmal in der lockeren Vegetation einer Heide bei über 30° C Schattentemperatur in unmittelbarer Nachbarschaft von Sphagnum-Polstern, deren oberste Schichten bis 1 cm tief vollkommen getrocknet waren. Dieselbe Beobachtung kann man an Pinguicula vulgaris machen. So sah ich im Juni 1911 Pinguicula im Bayrischen Wald beim Aufstieg zum Arber und am kleinen Arbersee in Gesellschaft von Vaccinium Myrtillus, Potentilla silvestris, Gnaphalium dioicum, Calluna vulgaris auf einem Boden von geringer Feuchtigkeit neben Sphagnum-Hügeln, die nur im Innersten geringe Feuchtigkeit hatten. Anzuführen wäre hier der merkwürdige Standort der Pinguicula-Varietät gypsophila Wallr., die nach Drude (Der hercynische Florenbezirk) zusammen mit Parnassia auf dem trockenen Zechsteingips am Harze bei Stempeda als Xerophyt vorkommen soll. Leider habe ich Pinguicula nicht auf die Sezernierungserscheinungen untersuchen können.

Um die Schnelligkeit der Wasserabgabe eines Drüsentropfens zu ermitteln, kniff ich vorsichtig Stücke des Blattrandes oder einzelne Tentakel mit der Pinzette ab und überließ sie dem Eintrocknen.

1. Dr. binata: Die $2\frac{1}{2}$ mm lange Spitze eines Blattes mit sieben Rand- und acht Flächententakeln wurde abgetrennt. Temperatur während der Beobachtung 21,5—22° C. Nur zwei Randtentakel wurden genauer beobachtet. Erst nach 50 Minuten hingen die Tropfen schmal, spindelförmig um den Drüsenkopf und nach ca. 65 Minuten waren sie vollkommen eingetrocknet.

2. Dr. rotundifolia: Mehrere Versuche mit einzelnen Tentakeln wurden im Mittagssonnenschein ausgeführt und zeigten das gleiche Ergebnis: Erst in 60—80 Minuten waren die Sekrettropfen verschwunden.

Einen geringen Anteil bei dieser kleinen Verdunstungsgeschwindigkeit hat die Kugelgestalt des Tropfens, die Hauptursache liegt in der Zähigkeit des Sekretes, das möglicherweise sogar eine Struktur besitzt, was ich aber nicht entscheiden konnte.

Wir müssen also nach obigen Versuchen davon absehen, in der Sekretion ein Mittel hervorragend schnellen Wasserstromes für die Drosera-Pflanze zu erblicken.

Wie groß ist denn überhaupt der Transpirationsstrom? Wie groß ist die Transpiration der Blätter mit anderen Pflanzen verglichen?

Als Vergleichsmaterial wählte ich eine nichtmykotrophe Pflanze nährstoffreichen Bodens mit anerkannt schneller Wasserdurchströmung. Ich wählte Impatiens amphorata.

Versuche: Unter Wasser abgeschnittene Blätter wurden in mit Regenwasser gefüllte, kleine Glaszylinder gestellt, die Wasseroberflächen mit Öl überschichtet.

1. Im trockenen Raum (Zimmerluft) bei diffusem Lichte.

Drosera rotundifolia vier Blätter mit gut sezernierenden Tentakeln, Impatiens ein Blatt. Nach 5 Stunden Drosera 0,017 g, Impatiens 0,319 g Wasserverlust. Aufs Trockengewicht des Blattes bezogen, Drosera: Impatiens = 2,4 : 2,9 = 0,8 : 1.

2. Im feuchten Raum bei diffusem Lichte.

Nach 23 Stunden verlor Drosera 0,111 g, Impatiens 0,339 g Wasser. Verhältnis der Wasserverluste aufs Trockengewicht bezogen, Drosera: Impatiens = 37 : 5 9 = 6,3 : 1.

3. Im Sonnenschein mittags, trockene Luft.

Nach Verlauf von 3 Stunden ergab sich für Drosera die Gewichtsdifferenz von 0,108 g, für Impatiens 1,027 g, d. i. aufs Trockengewicht bezogen das Verhältnis Dosera: Impatiens = 15,0 : 10,27 = 2,3 : 1.

4. Sonnenschein mittags, in feuchter Luft.

Nach 3 Stunden Drosera 0,313 g, Impatiens 1,773 g verloren oder Drosera: Impatiens = 44,7 : 18,9 = 1,4 : 1.

Drosera rotundifolia hat diesen Versuchen zufolge außer im ersten Fall eine größere Transpirationsziffer als Impatiens amphorata. Die Verhältniszahlen sind, Impatiens zu Drosera:

1 : 0,8; 1 : 6,3; 1 : 2,3; 1 : 1,4.

Verglichen mit den Ziffern über den Nährwert des Standortes von Drosera (pag. 340) ist jedoch die Transpiration und somit die Wasserdurchströmung von Drosera, wie sie in diesen Verhältniszahlen ausgedrückt ist, gegenüber der nährstoffreichen Boden bewohnenden Impatiens recht klein. Man erwäge, daß der angegebene Waldhumusboden über 27,3 soviel Stickstoff und ein diluvialer Lehmboden, wie er als Untergrund von Hochmooren auftreten kann, über 24 mal soviel Kali enthält als der von Weber angeführte typische Untergrund für Drosera! In meiner Prüfung der Wasserdurchströmung ist ferner die unter natürlichen Verhältnissen wirksame Tätigkeit der Hydathoden bei Impatiens nicht berücksichtigt. Überdies sehe ich in einer Arbeit von D. Schröder, daß Impatiens von einer Reihe Pflanzen guter Böden in der Abgabe des Wassers übertroffen wird. So verlieren Blätter von Phaseolus 1,3, Alnus 1,7 mal so schnell die Hälfte ihres Wassergehaltes, Fagus 2,1, Helianthus, Tropaeolum, Althaea und Acer 2,6, Quercus 4,5 mal so schnell als Impatiens!

Nach diesen Erwägungen und dem Ergebnis, daß Drosera wohl eine starke, aber für ihren Standort nur eine beschränkte und ökonomische Wasserversorgung besitzt, um jeder Zeit die Möglichkeit eines Insektenfanges mittels der sezernierenden Tentakeln zu haben, wird die Behauptung aufgestellt werden dürfen, daß das Wurzelsystem und die Einrichtungen zur Transpiration nicht hinreichend sind, um der Pflanze an ihrem typischen Standorte auf dem üblichen Wege die genügende Menge Bodennährstoffe zu übermitteln.

Hiermit im Einklange steht der Befund von Weyland, der im auffälligen Gegensatz zu anderen Pflanzen die Wurzeln von Dr. rotundifolia phosphorfrei und äußerst kaliarm findet. Dasselbe gilt nach ihm für Darlingtonia californica und Sarracenia flava (andere Arten nicht untersucht); für Sarracenia ist auch hinsichtlich des Ca-Gehaltes ein Mangel festzustellen.

Über die Bewurzelung der exotischen Droseraceen etwas Stichhaltiges zu sagen, fällt schwer. Weder genauere Daten über

die Ausbildung des Wurzelsystems finden sich in der Literatur, noch irgendwelche brauchbaren Beschreibungen der jeweiligen Standorte. Jedenfalls wird auch bei ihnen die Bewurzelung recht schwach sein, wenn man aus einzelnen bei uns kultivierten Vertretern, wie Dr. binata, capensis und spathulata Schlüsse ziehen darf. Bei Dr. capensis und binata und vielen anderen (z. B. Dr. flexicaulis, cistiflora, pauciflora, vgl. die Monographie von Diels) dienen — mehr noch als bei den deutschen Arten — die Wurzeln als Speicherorgane, besonders für Stärke. Die Behaarung scheint sehr verschieden entwickelt zu sein. So gibt Marloth (Das Kapland usw., Ergebnisse der Valdivia-Expedition) für die kapländischen Dr. cistiflora, capensis und trinervia dichten Haarfilz, für Dr. cuneifolia, hilaris, ramentacea nur spärliche Behaarung an. Merkwürdig ist die völlige Wurzellosigkeit bei dem Subgenus Ergaleium DC., das in der australischen Dr. erythrorrhiza Lindl. einen typischen Vertreter hat. Diels (II) hat diese Formen beschrieben und sah oberhalb der unterirdischen Zwiebel die Achse dicht besetzt mit wurzelähnlichen, aber haubenlosen Gebilden (Rhizoiden), die als Auswüchse dem Blattgrunde von Niederblättern entspringen. Ob und inwieweit diese Rhizoiden die Funktion von Wurzeln übernehmen, ist nicht untersucht. Ob sie Gefäßbündel enthalten?

Für Drosophyllum ist Penzig geneigt die Bewurzelung als gut ausgebildet anzusprechen. Im allgemeinen fand er keine sekundären Seitenwurzeln und die primären Seitenwurzeln dauernd nur nahe der Wurzelspitze. Er stellte für die „Pfahlwurzel" eine Dicke von 0,3—0,7 cm und die Länge von 7—14 cm fest bei einer Entwicklung der oberirdischen Schäfte von 17—41 cm. Daß die Wasserdurchströmung gering sein müsse, folgerten Meyer und Dewèvre aus der Beobachtung, daß Lithiumnitrat erst nach 12 Stunden den Weg aus dem Erdboden bis in den Schleim der Drüsensekrete zurückgelegt hatte.

Über Dionaea muscipula haben wir nur die kurzen Angaben bei Munk bzw. Kurtz, daß die Wurzeln unverzweigt und etwas fleischig seien mit einer Länge von 10—15 cm und diejenige Fraustadt's über eine Wurzel von 2 cm Länge und 0,5 mm Dicke. Ich selbst maß an einem kultivierten Exemplar 10 Wurzeln von ½—1 mm Dicke und 6,0—11,2 cm Länge.

Was nun die Lentibulariaceen betrifft, so bleibt es doch eine auffällige Sache, daß unter den heimischen Wasserpflanzen, abgesehen von der kleinen Wolffia arhiza, Utricularia neben Ceratophyllum und Salvinia die einzige Gattung ist, die völlig wurzellos dasteht. Allerdings können bei Utricularia ja auch sog. Rhizoiden auftreten, deren Leit-

bündel einen vollkommeneren Bau als die äquivalenten Bündel gewöhnlicher Wasserblattzipfel besitzen und somit vielleicht auch eine Rolle bei der Nahrungsaufnahme spielen mögen. Jedoch werden diese Gebilde bedeutend übertroffen durch die Rhizoiden, beispielsweise von Ceratophyllum demersum, die nach Glück die Länge von 6—25 cm erreichen. Auch die tropischen Landutrikularien sind wurzellos (H. Schenck für Utr. montana und Utr. Schimperi) und haben z. T. Rhizoiden, wie Goebel (I) mitteilt (für Utr. bifida, affinis, coerulea). Die australische Polypompholyx multifida ist nach F. X. Lang gänzlich wurzellos, besitzt dagegen zahlreiche zylindrische Ausläufer („Blattwurzeln") von 25—28 mm Länge, die außer zum Festheften nebenher vielleicht die Funktion der Nahrungsaufnahme haben.

Pinguicula mit der primitiveren Form des Insektenfanges und dem Anspruch auf weniger nährstoffarme Substrate läßt eine reichere Bewurzelung vermuten. Ich fand bei P. vulgaris aus dem Thüringer Wald fünf bis sieben Wurzeln von ca. 2—2,5 cm Länge ohne Nebenwurzeln. J. Klein zählte an kräftig entwickelten Exemplaren von P. alpina, die auf feuchtem, moosigen Kalkfelsen erwachsen waren, 10—15 Wurzeln von 4—6 cm Länge und 1—1,5 cm Durchmesser.

Genlisea ornata und G. violacea haben nach Goebel (II und III) keine Wurzeln, sondern in den Boden hinabreichende, den Blättern homologe Schläuche, die dem Insektenfang dienen und vielleicht auch als Wurzeln fungieren.

Noch spärlicher sind Aufzeichnungen über die Bewurzelung der Sarraceniaceen und Nepenthaceen und ihre Bedingungen. Auch hier bestehen in der Literatur immer Neigungen, entweder das Wurzelwerk als ärmlich anzusehen, oder hervorzuheben, daß es doch gut ausgebildet sei. Beide Familien besitzen in allen Gattungen starke Rhizome (vgl. Macfarlane I, II, Krafft, Wunschmann, Zacharias, Heinricher IV). Die Sarraceniaceen sollen nach Macfarlane jedes Jahr fünf bis acht Wurzeln mit 3—6 cm langen Nebenwurzeln bilden, die sich dann im folgenden Jahre zu Speicherorganen einrichten. Nur die Hauptwurzeln sollen einen spärlichen Besatz von Wurzelhaaren tragen.

II. **Kohlenstoffassimilation und Insektivorie.**

Das Assimilationsparenchym. Ist die Ökologie der Wasseraufnahme — jedenfalls bei Drosera rotundifolia — nach den Ausführungen im vorigen Kapitel normalerweise in Disharmonie mit den Bedingungen des natürlichen Standortes und den Nährstoffbedürfnissen der Pflanze,

so ist es selbstverständlich, daß die Insektivoren die nötigen mineralischen Elemente aus den Beuteobjekten erhalten. Dann wäre damit ein Anpassungsverhältnis schönster Form hier ersichtlich. Für die Versorgung mit Stickstoff haben ja schon Darwin durch seine zahlreichen Fütterungs-, Verdauungs- und Reizversuche und die vielen bestätigenden und ergänzenden Abhandlungen späterer Bearbeiter den Beweis erbracht, daß der N-Mangel des Bodens durch die Aufnahme stickstoffhaltiger Verbindungen aus den Insekten gutgemacht würde. Die Kompensation des Phosphors und Kaliums werde ich im Abschnitt III zeigen.

Hat die Insektivorie eine Beziehung zur Ausbildung des Wurzelsystems — gleichviel, ob die Wurzeln reduziert sind, oder ob die Pflanze (Drosera) vermöge ihrer Insektivorie befähigt ist, mit jener dürftigen Wurzelausbildung noch die nährstoffärmsten Plätze zu besiedeln[1]) — so scheint es der Untersuchung wert, andere Organisationen der Insectivoren auf deutliche Beziehungen zur Insektivorie durchzusehen. Es sind in dieser Richtung bisher nur die Einrichtungen behandelt worden, die zu Fang und Verdauung der Beute ein unmittelbares Verhältnis haben. Allerlei interessante morphologische und anatomische Eigenheiten wurden bekanntlich zutage gefördert, ich erinnere an den z. T. recht komplizierten Bau der Drüsenorgane, die Tentakelbildung der Droseraceen, die Einrichtung zu der eigenartigen Reizbewegung und zur Regulierung der Sekretzusammensetzung bei einigen Arten, die Differenzierung in einseitig und allseitig mit Drüsenscheiben besetzte Rand- und Flächententakel bei einigen Drosera-Spezies z. B. Dr. rotundifolia (vgl. Fenner), die Umwandlung der Laubblätter zu Kannen, Reusenhaarbildung, Umwandlung der Spaltöffnungen zu abwärts gerichteten Gleitzähnen bei Nysenthes (vgl. Haberland II), die Organisation der Utrikeln usf. Schon allein die vielen und eindeutigen Umbildungen zur Erlangung der Insektenbeute lassen uns immer wieder bedenken, daß die Insektivorie eine bedeutende Rolle im Leben dieser Pflanzengruppe spielen müsse. Es macht einen eigentümlichen Eindruck, wenn neuerdings G. Bonnier ohne Kenntnis der vielen in der Literatur niedergelegten Beobachtungen und Studien und offenbar ohne eigene Erfahrungen auf diesem Gebiete eine Kritik an den

---

1) H. Miehe (Javanische Studien) spricht zusammen mit den Wurzelsymbionten die Insektivoren als Pioniere auf unverwittertem Boden an. So soll Dr. rotundifolia ungewöhnlich üppig auf nacktem Granitfels an der Küste Bornholms gedeihen. Er verweist ferner auf die Angabe Schimper's, daß auf einem jungen Lavastrom am Goenoeng Goentoer bei Garoet auf Java neben mykotrophen Arten massenhaft Nepenthes auftreten soll.

tatsächlichen Grundlagen der Insektivorie, wie auch anderer Dinge, die seit Darwin uns interessieren, ohne Darwin's Verdienste hierin zu würdigen, in einem Aufsatze — allerdings in populärer Weise — mit unzutreffenden und spöttischen Bemerkungen versucht[1]).

Ausgehend von der manchmal auftauchenden Bemerkung bei anatomischen Beschreibungen, daß der Siebteil nur gering entwickelt sei — ich erinnere mich z. B. dieser Angabe bei Zacharias — in dem nicht ausgesprochenen Gedanken, daß die Eiweißzufuhr durch die Verdauungsdrüsen vielleicht eine Entlastung für die Siebröhren bedeuten könnte, prüfte ich eine Reihe Insektivoren sehr genau auf das Verhältnis von Xylem und Phloem, suchte aber vergebens nach Beziehungen. Meines Erachtens liegt auch gar kein Grund vor, Reduktion oder Vergrößerung von Sieb- oder Holzteil mutmaßen zu müssen.

Aussichtsreicher erschien mir dagegen eine Betrachtung der Assimilationsgewebe. Vielleicht mochte die Zuführung von mineralischen Elementen, die schon in organischen Bindungen stecken, einen Einfluß auf die Form- und Ausbildung der Mesophyllzellen haben, da nach Schimper (III) gerade dieser Teil eine wesentliche Rolle bei der Assimilation der Mineralsalze übernimmt, oder — und das lag der Vermutung nahe — es könnte möglicherweise durch die Aufnahme nicht wesentlicher Bestandteile, sozusagen akzessorischer Körper, d. s. hier Kohlenstoffverbindungen, sekundär auch das Assimilationsparenchym modifiziert sein.

In den anatomischen Beschreibungen von Fenner, Fraustadt, Penzig, Kurtz, Solereder, Oels, Lang, Vogl, Nitschke, Klein, sind natürlich auch die anatomischen Verhältnisse des Blattes berührt worden, und in den nun folgenden Charakteristiken füllen nur die Darstellungen der Blattanatomie von Sarracenia (flava), Darlingtonia, Nepenthes, Utricularia montana und Cephalotus follicularis eine Lücke aus. Zum besseren Verständnis verweise ich auf die Tafeln am Schluß dieser Abhandlung.

Drosera rotundifolia.

Schon Nitschke beschrieb und zeichnete den Blattquerschnitt, später erwähnt ihn Oels in seiner vergleichenden Anatomie der Droseraceen. Das Blatt hat 5—7 Zellschichten, ist reich an Interzellularen und zeigt keinerlei Differenzierung des Mesophylls in Palisaden- und Schwamm-

1) In einem Artikel: „Pour et contre le darwinisme" in der Revue hebdomadaire vom Juli 1911.

gewebe. Die Epidermen führen Chlorophyll (Fig. 1). Flächenschnitte geben durchaus den Anblick typischer Schwammgewebe (Fig. 2 nach Dr. capensis). Ich untersuchte mit gleichem Ergebnisse Dr. intermedia, binata und capensis.

Dionaea muscipula.

Aus dem botanischen Garten Jena. Auch hier findet sich in der Epidermis jederseits Chlorophyll. Das Mesophyll hat keine Palisadenzellen, im Gegenteil sind die Parenchymzellen durchaus gleichartig und etwas in die Breite, in der Richtung zum Hauptnerven, gestreckt (Fig. 3). Das Blatt ist locker gebaut und besitzt auf jeder Seite nur 2—3 Schichten chlorophyllhaltigen Gewebes unter der Epidermis, die Mitte ist ohne Chlorophyll. Auf der Blattinnenseite findet sich ebensoviel Stärke wie außen (Fig. 4).

Drosophyllum lusitanicum.

Das untersuchte Material stammt aus dem Institutsherbar und war von G. Reichenbach gesammelt worden. Die Blätter wurden vor der Untersuchung mehrere Tage in ammoniakhaltigem Wasser aufgeweicht und dann geschnitten. Das Mesophyll ist hier auch ausschließlich Schwammparenchym, und die Interzellularen sind besonders groß (Fig. 5). „Der Anblick des Ganzen erinnert an die Gewebsformen unserer Wasserpflanzen“ (Penzig).

Pinguicula vulgaris.

Das Mesophyll ist gleichartig aus isodiametrischen Zellen gebildet und stark von Interzellularen durchsetzt. Die Epidermis ist chlorophyllfrei (Fig. 6, vgl. auch Fenner). Klein beschreibt gleiche Verhältnisse für P. alpina.

Utricularia montana.

Aus dem Warmhaus des botanischen Gartens zu Jena. Unter der oberen Epidermis liegt ein fast chlorophyllfreies Parenchym. Das Mesophyll zeigt eigentlich nur insofern eine Gliederung, als die unteren Zellen durchweg größer und durch bedeutendere Interzellularen von einander getrennt sind. Ein typisches Palisadengewebe ist zweifellos nicht vorhanden. An dessen Stelle sehen wir meist zwei bis drei Reihen Parenchymzellen, die in der Gestalt den bekannten Trichterzellen mancher Schattenpflanzen sich nähern (Fig. 7).

Byblis gigantea.

Nach C. A. Fenner ist das Assimilationsgewebe ein lockeres Schwammgewebe von Zellen mit Palisadencharakter (vgl. die gute Abbildung bei Fenner).

Darlingtonia californica.

Aus dem botanischen Garten Jena. Ich führte Schnitte aus durch die Gegend der Reusenhaare, den Helm und das deckelähnliche Anhängsel. Die Epidermis ist ohne Chlorophyll, und überall gliedert sich das Mesophyll in zwei unterschiedliche Teile: nach außen liegende, chlorophyllführende und 1—8 farblose, großzellige Schichten auf der Innenseite. Das Gewebe ist verhältnismäßig fest gefügt und läßt nur sehr kleine Luftlücken zwischen sich frei. Das Assimilationsparenchym hat keine Ähnlichkeit mit einem Palisadengewebe: die Zellen sind isodiametrisch oder parallel der Blattoberfläche gestreckt (Fig. 8 und 9).

Sarracenia flava.

Aus dem botanischen Garten Jena. Alle Teile des Röhrenblattes sind ausgezeichnet durch schwammförmiges Mesophyll ohne eine Andeutung von Palisadenbildung (Fig. 10). Weite Räume verlaufen zwischen den unregelmäßig sternförmigen Assimilationszellen (Fig. 11). Auch die Blattflügel sind in derselben Weise aufgebaut. A. Vogl und Schimper (I) geben eine gleiche Charakteristik für Sarracenia purpurea.

Heliamphora nutans.

Krafft und Zipperer haben leider die anatomischen Verhältnisse dieser seltenen Pflanze zu wenig untersucht. Nach Andeutungen bei Zipperer aber glaube ich vermuten zu dürfen, daß auch hier die Palisaden fehlen. Nach Krafft gibt es zuweilen Blätter mit weitgehender Reduktion des Schlauches und starker Entwicklung der assimilierenden Lamina.

Polypompholyx hat nach F. X. Lang chlorophyllose Epidermis und kein Palisadensystem (vgl Abbildung bei Lang, pag. 153). Über Genlisea konnte ich nichts ermitteln.

Nepenthes.

Hier konnte ich mehrere Arten untersuchen, zunächst N. Henryana Williams (= N. Hookeriana × Sedeni), die mir der Jenaer botanische Garten bot, ferner getrocknete Herbarexemplare von N. Rafflesiana Jack., N. distillatoria L., N. melamphora Blume und N. phyllamphora

Willd., die ich Herrn Prof. Stahl verdanke, der sie 1890 auf seiner Reise nach Java einsammelte. Die trockenen Blätter wurden vor dem Schneiden 14 Tage lang in Wasser aufgeweicht und die Querschnitte überdies in verdünnte, warme Kalilauge gelegt. — Was zunächst die Kanne angeht, so fehlt ihr eigentlich jedes Assimilationsgewebe. Das Parenchym zwischen den Epidermen ist großzellig, lakunös und nur vor den (hellgrünen Flecken makroskopisch) ungefärbten, anthocyanlosen Lücken der Oberhaut finden sich vereinzelt Zellen mit sparsam verteilten, blassen Chloroplasten (Fig. 12). Stomata sind nur ganz vereinzelt auf der Außenseite zu suchen, die rotgefleckten Stellen der Kannenwand aber sind völlig ohne Spaltöffnungen. In der Gleitzone der Innenseite dagegen bemerkt man pro qmm etwa 98 Stomata im Durchschnitt, die jedoch — wie Haberlandt zuerst erkannte — stets geschlossen sind und die Funktion gewechselt haben. Die Absorptionszone hat gar keine Anzeichen ehemaliger Schließzellen. Deckel und der geriffelte Kannenrand mögen vielleicht eine Wenigkeit mehr Chlorophyll in ihrem Parenchym enthalten. Die Zahl der Spaltöffnungen ist hier auch etwas größer (4,6 auf 1 qmm). — Die Untersuchung des Laubblattes führte stets zu dem Ergebnis: unter der Epidermis ist beiderseits ein 1—2 schichtiges chlorophylloses Wassergewebe ausgebildet. Das Mesophyll bildet eine ziemliche kompakte Masse ohne nennenswerte Interzellularen. An Stelle eines typischen Palisadenparenchyms finden sich isodiametrische bis oblonge Zellen vor, die allmählich in ein wenig lockeres „Schwammgewebe" übergehen (vgl. hierzu Fig. 13). Von den Herbarpflanzen stammten N. distillatoria und N. Rafflesiana von sonnigen Standorten. Um nicht durch Präparationsfehler getäuscht worden zu sein, verglich ich Blattquerschnitte von diesen Exemplaren mit solchen anderer Pflanzen desselben Herbars und konnte nun den Vergleich mit deutlichen und typisch ausgebildeten Palisadenzellen sehen.

Cephalotus follicularis

Aus dem botanischen Garten zu Hamburg. — Das Kannenblatt besteht aus sehr locker gefügten, großzelligem Schwammgewebe, wovon nur die ersten beiden Zellschichten der Oberseite etwas Chlorophyll enthalten und das übrige Parenchym keine oder nur sehr spärliche Chloroplasten aufweisen (Fig. 14). Die lederigen Laubblätter lassen im Mesophyll eine Gliederung in ein dichter gelagertes Gewebe — „Palisadengewebe" — und ein Schwammparenchym unterscheiden. Die „Palisadenzellen" kann man nicht als typisch ausgebildet bezeichnen. Sie sind sehr verschieden in der Gestalt und verschieden gestreckt. Ebenso

ist die Schichtenzahl in demselben Blatt mannigfach. In der Mitte sah ich z. B. 4—5, am Rande oft nur 2 Lagen „Palisaden". Zur Erläuterung siehe die Fig. 15 a—c.

Es muß auffallen, daß sämtliche Droseraceen, Pinguicula und die Sarraceniaceen, ferner Genlisea und Polypomphlyx ganz ohne Palisadenzellen sind, während das Assimilationsparenchym der übrigen Insektivoren — Nepenthes, Byblis, Utricularia montana und Cephalotus — derart beschaffen ist, daß man zweifeln muß, ob die Zellschichten unter der oberen Epidermis als Palisadengewebe im eigentlichen Sinne bezeichnet werden dürfen. Das ist sicherlich ein vom Gewöhnlichen abweichender Blattbau, und man möchte schon gleich geneigt sein, aus der Insektivorie die auffällige Ausbildung dieser Assimilationszellen zu begreifen. Allein bei einer Durchsicht der stattlichen Literatur über die Leistungen der Assimilationsgewebe wird einem klar, wie gering unsere Kenntnisse zur Erklärung von Assimilationsgewebe tatsächlich sind. Wir können nicht aus der Ausbildung des Mesophylls ohne Berücksichtigung anderer Momente Schlüsse auf die Arbeitsleistung ziehen. Gelegentlich dieser Frage griff ich aus verschiedenen biologischen Gruppen diese oder jene Art heraus, um sie auf den Blattbau anzusehen. Der Regel nach fand ich natürlich die bekannte Differenzierung in Palisaden- und Schwammgewebe: doch ergaben sich auch bemerkenswerte Ausnahmen. Es wäre wohl der eingehenden Untersuchung wert, die Ökologie einfacher Assimilationsgewebe ohne Palisaden herauszustellen. Keine Palisaden sind so bei Sukkulenten anzutreffen, z. B. Sempervivum tectorum, S. Wulfenii usw., Opuntia-Arten, Mesembryanthemum diverse spec. u. a., Sedum reflexum, virescens, album, dasyphyllum usw., ferner bei den fleischigen Blättern von Dischidia Rafflesiana; sie fehlen vielen Schattenpflanzen: Epimedium alpinum, Orobus vernus, Thesium, Tozzia alpina [Thesium und Tozzia zugleich Halbschmarotzer = Nährsalzparasiten, vgl. Heinricher (I)] und vielen Schattenblättern (vgl. Stahl (I) und Hesselmann u. a.), ferner Loranthus europaeus (nach Solereder) und dem einjährigen Blatt von Viscum album (während sie im 2jährigen vorhanden sind, nach Solereder), den mykotrophen Pirola secunda, P. minor (dagegen nicht P. chlorantha und P. umbellata), Gentiana ciliata, G. utriculosa (dagegen vorhanden bei G. cruciata, G. germanica und nach W. Boettichers Dissertation bei vielen anderen Arten). Daß sich irgendwelche Beziehungen aufdecken lassen müssen, ergibt sich augenscheinlich aus der einheitlichen Gruppe der Sukkulenten, wo sich nur senkrecht zur Oberfläche verlaufende, durch Interzellularen getrennte Reihen von rundlichen bis länglichen Assimilationszellen auffinden lassen.

Vielleicht spielt hier die Schrumpfungsmöglichkeit der Blätter resp. Sprosse eine Rolle (s. Benecke, vgl. Stahl's Hinweis auf die Bedeutung des „Diachlorenchyms" für die Biegsamkeit der Monokotylenblätter), sicherlich aber wohl auch die durch die besonderen Transpirationsbedingungen geregelte Assimilationstätigkeit dieser Pflanzen. Beziehungen zur Mycorhiza nicht nur in der Transpiration, sondern m. E. auch zur Assimilation würden sich vielleicht in der Familie der Gentianeen ergeben. Ich verweise nur auf die Merkwürdigkeit, daß die von Stahl (III) untersuchten Gentianeen äußerst selten Stärke bildeten, keine Hydathoden besaßen und allermeist keine Spur von Wurzelhaaren. Dagegen sind die (nach Boetticher) palisadenführenden Menyanthes trifoliata und Limnanthemum nymphaeoides nach Stahl ohne Mycorhiza und führen Stärke, Hydathoden und Wurzelhaare. Das gleiche gilt für die hinsichtlich der Palisadenbildung (nach Boetticher) Übergangsformen darstellende Erythraea centaurium und Chlora perfoliata. Stahl findet hier noch Verpilzung.

Wie dem auch sei, man wird vielleicht keine einfache Formel für die ökologische Bewertung eines Assimilationsgewebes aufstellen können und jede Pflanzengruppe einstweilen vornehmen müssen. Immer ist dabei zu berücksichtigen, daß jede Organisation im Organismus sozusagen einen Komplex von Einzelorganisationen in sich vereinigend darstellt, die einer Reihe von Funktionen so genügen müssen, daß ein Gleichgewicht günstigster Gesamtwirkung dem allgemeinen Durchschnitt oder schließlich selbst jeder besonderen Möglichkeit äußerer Umstände gegenüber sich ergibt.

Um auf die Insektivoren im besonderen zurückzukommen, so bin ich angesichts oben genannter gleichartiger Fälle von Homogenität ihrer Assimilationsparenchyme doch geneigt, einen Einfluß der Insektivorie anzunehmen. Wahrscheinlich zeigt sich dieser Einfluß in allen Abstufungen, nicht so, daß etwa bei Cephalotus und Nepenthes — nach dem Assimilationsgewebe beurteilt — die niedrigsten Stufen der Insektivorie und bei Pinguicula und Drosera die obersten wären. Es ist vorläufig, wo wir kaum eine allseitige Untersuchung und Diskussion des Assimilationsgewebes besitzen, äußerst schwer, alle Faktoren in ihren verschieden starken Wirkungen abzuwägen. So muß uns einstweilen der allgemeine Eindruck, daß eine biologische Gruppe, wie die Insektivoren, die sich aus Mitgliedern verschiedener Standorte und mehrerer systematischer Familien zusammengesetzt (vgl. z. B. Drosera feuchte Moore, Drosophyllum trockene Plätze, Utricularia Epiphyt usw.), in mehr oder minder starkem

Grade eine primitive Ausbildung des Assimilationsgewebes aufweist, eine Beziehung zur Insektivorie wahrscheinlich machen.

Für die feuchtigkeitliebenden Arten könnte man einwendend auf die Bedürfnisse der Transpiration hinweisen und so die merkwürdig starke Ausbildung des Schwammgewebes verständlich machen wollen. Man vergäße, daß fast alle Insektivoren an stark besonnten Orten vorkommen. Dann wäre auf das fast lückenlose Gewebe von Darlingtonia california (nach Macfarlane an feuchten und sumpfigen Gebirgsplätzen von 700—2700 m ü. d. M.) zu verweisen und das äußerst lakunöse Parenchym von Sarracenia flava, die in flachen Savannengebieten wächst (nach Macfarlane), welche während des Sommers ziemlich trocken sein können oder das schwammige Gewebe von Drosophyllum lusitanicum, einer Pflanze von besonnten, trockenen Abhängen. Man vergleiche auch, daß andere, niedrige Pflanzen von sumpfigen Standorten Palisaden aufweisen. Kleine Exemplare (15—20 cm) von Rubus Chamaemorus aus einem Moore bei Königsberg[1]) z. B. ließen mich immer 1—3 Schichten typischer Palisaden antreffen. 2—3 Schichten schöner Palisadenzellen hatten Hydrocotyle vulgaris und H. Bonariensis (mit senkrecht stehender Blattscheibe, zum Vergleich mit den aufrecht stehenden Sarraceniaceen). Die fast niederliegende, zierliche und von Begleitpflanzen verdeckt oder beschattet wachsende Wahlenbergia herbacea (die Pflanze stammte aus der Rheinpfalz, aus dem Herbar meines Kollegen Herrn Weyland) zeigte allerdings Trichterzellen.

Es ist nicht ganz klar, ob man einfach eine Entlastung des Assimilationsparenchyms bei den Insektivoren durch Aufnahme von Kohlehydraten und der kohlenstoffhaltigen Eiweißkörper usw. annehmen soll, oder ob die Verhältnisse verwickelter liegen. Das wird zurzeit nicht entschieden werden können. Jedenfalls ist es nötig, zunächst die assimilatorischen Leistungen der Insektivoren zu prüfen und zweitens zu untersuchen, welche von den C-haltigen Stoffen des Insektenkörpers von Wert für die Pflanze sind, d. h. absorbiert werden.

Assimilation und Stärkeableitung. Man kann, um eine Anschauung von der Assimilationsgröße zu gewinnen, für die Landpflanzen unter den Insektivoren selbstverständlich nicht den Weg einschlagen, den Musset (Fonction chlorophylienne du Drosera rotundi-

1) Herbarmaterial, das ich Herrn Bornmüller, dem Leiter des Herbarium Haussknecht in Weimar, verdanke.

folia, Comptes rendus 1883) genommen hat. Er verglich Dr. rotundifolia mit ihren Begleitpflanzen eines Standortes in der Dauphiné, mit Carex pauciflora, Sphagnum capillifolium, Polytrichum commune und Vaccinium oxycoccos und behandelte sie nach der Gasblasenzählmethode. Auf diese Weise erhielt er die größten Quantitäten Sauerstoff bei Drosera. Verschluß der Stomata und Ausbildung des Interzellularsystems spielen eine wichtige Rolle, so daß man Landpflanzen nach diesem Verfahren nicht aufeinander beziehen kann, und dies Resultat sicher ein falsches Bild gibt. Außerdem sollten nicht die Frischgewichte der assimilierenden Organe in ein Verhältnis gesetzt werden — wie das Musset anscheinend getan hat.

Ich suchte nur roh die Assimilationstätigkeit mir zurzeit zur Verfügung stehender Insektivoren zu beurteilen, indem ich sie unter gute Assimilationsbedingungen brachte, durch Jodreaktion einen Überblick über die gebildete Stärke zu gewinnen suchte und dann durch verschieden lange Verdunklung der Assimilationsorgane die Geschwindigkeit der Stärkeableitung bestimmte.

Drosera binata.

An dieser Pflanze ist auffallend, wie zierlich und schmal die Blattspreite entwickelt ist, wenn man dagegen den ganzen Apparat der stark sezernierenden Tentakel und die langen und starken Blattstiele betrachtet. Auffallend schmal entwickelt und scheinbar wenig zur Assimilation geeignet ist auch die lange Blattspreite von Dr. filiformis. Es gibt sicher innerhalb der Gattung alle Übergänge. Besonders mächtig ausgebildet sind die Blattspreiten von Dr. Adelae F. Muell., Dr. schizandra Diels und Dr. macrophylla Lindl. (vgl. Fig. in Diel's Monographie, pag. 80 und 124).

Ich ließ also Dr. binata bei Sonnenschein und feuchter Luft einen Tag assimilieren und prüfte abends mit Jodjodkalium. Die Spreite färbte sich nur in geringem Maße dunkel, und erst in Querschnitten war die Stärke gleichmäßig im Blatt verteilt zu erkennen.

Versuche: 1. Am 27. Mai, an einem sonnigen Morgen, überdeckte ich um 10 Uhr ein Blatt einer Topfpflanze mit einem geschwärzten Glaszylinder und umschloß die Öffnung unten mit dunkelm Papier. Der Topf wurde gut begossen und besonnt aufgestellt. Am 28. Mai mittags 12 Uhr, d. i. nach 26 Stunden, waren auf Querschnitten des Blattes nach der Jodbehandlung die Chloroplasten noch dunkelblau gefärbt.

2. 29. Mai mittags bis 31. Mai nachmittags 3 Uhr, das sind 51 Stunden, dieselbe Versuchsanstellung. Ich bekam mit der Jodprobe auf Quer-

schnitten das gleiche Ergebnis: die Stärke war nicht oder nur sehr wenig geschwunden.

Dionaea muscipula.

Versuche: 1. 2. Mai morgens 9 Uhr bis 4. Mai abends 6 Uhr (= 57 Stunden): Quer über die Mitte des breitgeflügelten Blattstieles wurde ein Streifen Stanniol fest herumgelegt. Die Pflanze wurde gut mit Regenwasser begossen und dann mit einer Glasglocke überdeckt im Freien bei Sonnenschein gehalten. Die Temperaturen unter der Glasglocke waren am ersten Tage: 9 Uhr 25° C, 10½ Uhr 32°, 1½ Uhr 28°, 3½ Uhr 30° C. Ein zu starkes Anwachsen der Temperatur wurde dadurch verhindert, daß ich die Glocke auf kürzere Zeit von Stunde zu Stunde abhob. Nachts stand die Pflanze im Gewächshaus bei 10° C. Ergebnis: Die Klappen der Lamina enthielten in der Mitte des Mesophylls vielfach gar keine Stärke, dagegen reichlich in den Zellen der Ober- und Unterseite, auch in der Epidermis der Oberseite (nicht in den Drüsen selbst) und um die Gefäßbündel herum. Der geflügelte Blattstiel hat etwa dieselbe Verteilung. Der Stärkegehalt nimmt nach der Basis des Blattstieles allmählich ab. Ein Unterschied der belichteten und verdunkelten Teile ist nicht festzustellen.

2. 5. Mai morgens bis 11. Mai morgens (etwa 6 Tage). Der vorige Versuch im Warmhaus wiederholt, Pflanzen mit Glocken überdeckt. Diesmal wurde ein ganzes Blatt mit Stanniol umhüllt, nachdem vorerst mit der Schere ein Stück der Lamina herausgeschnitten und zum Vergleich in Alkohol getan worden war. Es ergab sich kein deutlicher Unterschied im Stärkegehalt des Kontrollstückes zur verdunkelten Blattfläche.

Darlingtonia californica.

Versuche: 1. 2. Mai morgens 10 Uhr bis 3. Mai abends 7 Uhr (= 33 Stunden). Ein ca. 20 cm hohes Blatt einer Topfpflanze wurde in der Mitte durch einen 2 cm breiten Stanniolgürtel verdunkelt. Die Pflanze stand unter einer großen Glocke und wurde von Zeit zu Zeit gelüftet. Nur am Nachmittage des ersten Versuchstages hatte der Himmel Bewölkung, im übrigen stand die Darlingtonie in der Sonne. Nach Beendigung des Experimentes zeigt sich sehr viel Stärke in der Gleitzone, in der Reusenzone vielleicht etwas weniger und im untersten Teile des Röhrenblattes stellenweise weniger als in den vorigen Partien. In den Fenstern des Helmes finden sich keine oder selten Chloroplasten, die minimal Stärke erzeugen. In der verdunkelten Stelle ist keine Abnahme des Stärkegehaltes erkenntlich.

Auffälligerweise waren durchgängig die drei obersten Zellschichten des Mesophylls (auch im Blattflügel) ohne oder mit sehr schwacher Stärkebildung — außer über den Gefäßbündeln. Die untere Hälfte des Mesophylls ist stets stärkefrei (vgl. auch die Anatomie, pag. 350).

2. 5. Mai morgens bis 11. Mai morgens (= 6 Tage). Vor dem Versuche wurde ein kleines Stückchen des zu verdunkelnden Teiles aus dem Blattflügel herausgeschnitten und konserviert. Diesmal verdunkelte ich unmittelbar unter dem wenig assimilierenden Helm auf eine Länge von 4 cm, ließ die Pflanze unbedeckt, um die Transpirationsbedingungen — und somit nach Rywosch auch die Ableitungsbedingungen für die Assimilate — zu erhöhen und begoß sie gut. Nach 6 Tagen schien gar keine Ableitung vor sich gegangen zu sein: Ein Unterschied in belichteten und verdunkelten Stellen bestand nicht.

Pinguicula vulgaris.

Versuche: 1. 23. Juni nachmittags bis 26. Juni morgens 8 Uhr (= ca. 60 Stunden). Eine Topfpflanze, die mehrere Tage vorher gut belichtet gewesen war, wurde unter eine große, oben ein wenig offene Glasglocke gestellt und das Ganze durch einen Zinkzylinder gut verdunkelt. Von den zwei Blättern, die nach obiger Zeit entfernt wurden, war das eine bis auf den stärkefreien Rand durch Jodbehandlung tief blauschwarz und metallisch glänzend, das andere schwach gebläut.

2. Derselbe Versuch wiederholt und auf 3½ Tage ausgedehnt. Das untersuchte Blatt wurde wieder blauschwarz und metallisch glänzend, also hatte kein wahrnehmbarer Stärkeverbrauch stattgefunden.

3. Versuch wiederholt: Nach ca 8½ Tagen in zwei Blättern keine Stärke mehr gefunden, in einem dritten Blatt jedoch mit Jod noch schwache Blaufärbung.

Aus diesen Versuchen soll kein Schluß gezogen werden, wie groß wohl die Möglichkeit der Assimilation dieser Insektivoren, mit anderen Pflanzen verglichen, sei. Es scheint so, als sei sie bei Drosera binata gering. Es soll aber gezeigt werden, daß der Verbrauch der einmal gebildeten Stärke und die Ableitung recht langsam vor sich gehen.

Wir haben allerdings keine vergleichenden Untersuchungen über die Schnelligkeit der Assimilate-Ableitung im allgemeinen, so sehr sie auch zu wünschen wären. Unser Urteil hier muß sich auf die wenigen Erfahrungen gründen, die wir bei den gebräuchlichen Versuchspflanzen gesammelt haben. Daher wissen wir, daß durchgängig bei warmem Wetter die Assimilationsprodukte schon während einer Nacht, zum mindesten aber in 2 Tagen aus den Blättern verschwinden. Schimper (II) er-

wähnt z. B. 24—48 Stunden bei nicht sehr heißem Wetter für Impatiens parviflora, Deleano für Weinblätter 35,5—56,5 Stunden, 28 Stunden aber nur, sofern sie in Verbindung mit der Pflanze sind, und Saposchnikoff sagt, daß die Lösung der Stärke oft in 12 Stunden erfolge. Die Angaben bei Hesselman über Stärkeentleerung der Pflanzen schwedischer Laubwiesen können hier nicht herangezogen werden.

Utricularia vulgaris.

Bei Utricularia schien mir ein Vergleich mit anderen, submersen Pflanzen eher möglich.

Ich wählte gesunde Zweige von Utricularia vulgaris, die ich tags zuvor am natürlichen Standorte gesammelt hatte und brachte sie zu gleicher Zeit mit Elodea canadensis, Myriophyllum verticillatum und Batrachium divaricatum in Gefäße mit frischem Leitungswasser (Jenaer kalkreichem Wasser), setzte sie der Sonne aus und ließ sie assimilieren, indem ich den ausscheidenden Sauerstoff über umgestülpten Glastrichtern in graduierten Röhren auffing. Die Gasvolumina bezog ich dann auf das Trockengewicht der jeweiligen Pflanze. So erhielt ich:

Utricularia	Trockengewicht	0,102 g
,,	Gasvolumen	6,1
Elodea	Trockengewicht	0,059 g
,,	Gasvolumen	5,1
Myriophyllum	Trockengewicht	0,422 g
,,	Gasvolumen	17,3
Batrachium	Trockengewicht	0,127 g
,,	Gasvolumen	5,5

Auf die Einheit des Trockengewichtes bezogen, stellt sich folgende Reihe der Assimilationsleistungen zusammen:

Eloda canadensis	86,4
Utricularia vulgaris	60,3
Batrachium divaricatum	43,3
Myriophyllum verticillatum . . .	41,0

Genaueres Ergebnis hätte wohl der Bezug auf das Trockengewicht der Blätter gezeitigt. Utricularia stände dann vielleicht in gleicher Linie mit Batrachium und Myriophyllum. Jedenfalls ist es ersichtlich, daß Utricularia vulgaris ebenso stark als andere Wasserpflanzen zu assimilieren vermag. Wie weit sie unter den natürlichen Standortsverhältnissen an diese Möglichkeit herankommt, ist eine weitere Frage. U. Angelstein hat mit Nachdruck auf die Bedeutung der Kalkbikarbonate hingewiesen und gezeigt, wie trotz hohen Kohlensäuregehaltes ein

kalkfreies Gewässer die Assimilation vollständig unterbindet. Nun ist Utricularia tatsächlich auf nährstoffreichere Medien als z. B. Drosera angewiesen. Darauf deutet ihr Vorkommen am Rande von Hochmooren hin, wo die Gewässer sich finden, die dem Moore die wenigen löslichen Stoffe ausgezogen haben, dann ihr Auftreten in Flachmooren. Diese Orte müssen immerhin ein einigermaßen reiches Tierleben aufbringen, wenn die Pflanze in ihren Blasen Beute fangen soll. Aus den Analysen von C. A. Weber (vgl. pag. 90 seiner Monographie) geht nun ein 72 mal so reicher Gehalt an CaO für einen Moorbach mit Utricularia minor und U. intermedia als für das abfiltrierte Wasser des Drosera-standsortes hervor, jedoch auch ein Mangel an Stickstoff, Kali und Phosphorsäure, der etwas kompensiert wird durch die Strömung des dort angeführten Wassers.

Für Utricularia können wir also wohl eine normale Assimilationstätigkeit auch unter natürlichen Verhältnissen annehmen, sofern nicht auch hier ein zu geringer Verbrauch der Assimilate stattfindet und somit eine für weitere Assimilation hemmende Anhäufung.

Ob das geringe Ableitungsvermögen von Drosera, Dionaea, Darlingtonia, Pinguicula auf den im vorigen Kapitel beschriebenen Strukturen des Blattmesophylls beruhe, ist nicht zu sagen, da experimentelle, vergleichende Untersuchungen ähnlicher Blattypen vollkommen fehlen. Sie wären um so mehr zu wünschen und verdienstvoll, als damit von neuem die Bedeutung der gestreckten Palisadenzellen herausgestellt und die nirgends durch Versuche bewiesene Behauptung Haberlandts (I) von dem größeren Ableitungsvermögen der Palisaden für Assimilate geprüft würde.

Nur z. T. wird die schwache Ableitung in der Anordnung und Ausbildung der Assimilationszellen ihren Grund haben. Es lassen sich noch andere Möglichkeiten mutmaßen. Ich denke vor allem an die direkte und indirekte Beteiligung der mineralischen Elemente bei der Verarbeitung der Kohlehydrate zu Baustoffen des Pflanzenkörpers. Gewinnen die Insektivoren tatsächlich normalerweise aus dem Boden nur einen geringen Prozentsatz Nährsalze, so ist es klar, daß einmal bei guten Assimilationsbedingungen die Assimilation bald ihre Maximalgrenze erreicht haben wird, weil die für die Assimilation des Kohlenstoffes nötigen mineralischen Körper (hier vor allem Kalium) fehlen, zweitens aus demselben Grunde ein geringer Verbrauch der Kohlehydrate stattfinden wird.

Daß die Assimilationstätigkeit in Zusammenhang mit der Stärke der Nährsalzversorgung steht, ist ja selbstverständlich, und vergleichende

Wasserkulturen zeigen an ihrem Ausfall deutlich diese Beziehung. Wie sehr im besonderen die Auflösung und weitere Umwandlung der Kohlehydrate unmittelbar von den Nährsalzen abhängig sind, beweisen Bokorny's Versuche gelegentlich seiner Studien über Ernährung mit Formaldehyd. Er bewirkte bei Spirogyra, die auf dem gewöhnlichen Wege der Verdunkelung die Stärke nie ganz verschwinden läßt, durch Zusatz von Nährlösung binnen zweier Tage völligen Verbrauch der Stärke, und schließlich gelang es ihm, durch Weglassen des Assimilation bewirkenden Kalisalzes Spirogyra bei voller Beleuchtung zu entstärken. Den Einfluß der Nährsalze auf die Umbildung der Stärke im einzelnen zu verfolgen, steht noch zur Bearbeitung offen.

Den unmittelbaren, augenblicklichen Einfluß der Nährsalze auf die Steigerung der Assimilation — gleichviel ob direkt als Reiz auf die Assimilation selbst oder indirekt durch Verarbeitung der Stärke — konnte ich an folgenden Versuchen an Elodea nach der Gasblasenzählmethode gut demonstrieren:

1. Zwei gleich große Glasgefäße wurden mit gleichen Mengen (1400 ccm) Jenaer Brunnenwassers gefüllt. A erhielt dann einen Zuschuß von 150 ccm destillierten Wassers, B dieselbe Menge, darin 0,2 % Knopsches Nährsalz gelöst. Den Versuch selbst führte ich so aus, daß ich bei Mittagsonnenschein einen frischen, kurzen Sproß von Elodea canadensis, an einem Glasstab befestigt, abwechselnd von einem ins andere Gefäß tauchte, jedesmal aber den Weg über ein drittes, großes Gefäß mit destilliertem Wasser machte, um nicht A durch Nährsalz zu verunreinigen, das durch an Sproß und Glasstab anhaftende Tropfen mitgeführt worden wäre. Dann zählte und notierte ich bei derselben Sonnenbeleuchtung und gleicher Orientierung des Sprosses zum Lichte die Anzahl der in der Minute ausgeschiedenen Gasbläschen. Im Laufe von Vorversuchen stellte sich heraus, daß Gefäß B sich schneller erwärmte, weshalb ich es vorher abkühlte und die Blasenzählung begann, als B etwa $\frac{1}{4}{}^0$ geringer als A temperiert war:

	A	B	A	B	A	B	A	B
Blasenzahl in der Minute	71	77	72	76	70	82	79	84
Temperatur des Wassers, im Anfang der Minute ^{0} C	$17\frac{1}{2}$	$17\frac{1}{2}$	18,1	—	$18\frac{3}{4}$	$18\frac{1}{2}$	19	19
Temperatur am Ende der Minute ^{0} C	—	—	$18\frac{1}{2}$	18,2	18,9	$18\frac{3}{4}$	19	18,9

Es ergibt sich das Mittel der Temperatur für A 18,5°, für B zufällig ebenfalls 18,5°. Die Zahl der Blasen betrug indes für A 73, für B 79.

2. Wiederholung des Versuches unter noch genauer Berücksichtigung der Temperaturverhältnisse. Ich kühlte B (Gefäß mit Nährsalz) vorher ab, während ich zu gleicher Zeit Gefäß A belichtete und damit etwas erwärmte. Auf diese Weise hatte A während des Versuches immer etwas höhere Temperatur als B.

	A	B	A	B	A	B	A	B
Blasenzahl in der Minute	84	83	79	90	88 83	90 86	85	—
Temperatur des Wassers anfangs einer Zählung °C	19	$18^3/_4$	19,5	19,4	20	20	20,5	—
Temperatur am Schluß °C	19,1	19,1	19,5	19,5	20,1	$20^1/_4$	20,6	—

A ergab im Mittel 19,78° C und pro Minute 83,8 Blasen,
B „ „ „ 19,50° C „ „ „ 87,4 „

3. Zum Schluß derselbe Versuch, indem Gefäß B durchgehend höhere Temperatur als A hatte.

	A	B	A	B	A
Blasenzahl in der Minute . .	72 69	83 82	71 72	87 87	69 72

Bei der Feststellung der Temperatur ergibt sich für A 15¼°, für B 15½°. A produzierte im Durchschnitt in der Minute 70,8, B 84,7 Gasblasen.

In allen Fällen war die Assimilationstätigkeit durch die Gegenwart der Nährsalze sichtlich gesteigert worden.

Bei den insektivoren Pflanzen ist es zu erwarten, daß die spärlich aus dem Boden zur Verfügung stehenden mineralischen Stoffe von Zeit zu Zeit einen relativ großen Zuschuß erhalten durch die mittels der Blätter absorbierten Körper aus der Insektenbeute.

Folgende Erscheinungen zeigen die deutliche Beziehung zwischen Aufnahme von verdauten Stoffen und Verarbeitung der Assimilationsstärke.

1. Gelegentlich einer Prüfung, ob nach der Fütterung eines Droserablattes vielleicht eine Zunahme des Stärkegehaltes zu bemerken sei, war ich erstaunt, das Gegenteil, eine Verminderung der Zahl der Stärkekörner in den Assimilationszellen, zu beobachten. Ich erzielte in weiteren Versuchen nicht immer den gleichen Erfolg; es galt, die nach einer Fütterung für jedes Blatt individuell verschiedene Zeit zufällig zu treffen, nach der ein solcher Stärkeverlust sich zeigt. Gut geeignet ist Drosera binata, die mit ihrem gegabelten Blatte die Gelegenheit bietet, eine Blatthälfte zu füttern, die andere zum Vergleich ungefüttert zu lassen.— Ich besetzte also eine Blatthälfte nach einer kräftigen Assimilation mittags dicht mit zerdrückten Blattläusen, ließ die andere Hälfte frei und bedeckte das ganze Blatt mit einem geschwärzten, unten mit dunklem Papier verschließbaren Glasgefäß. Nach 24 Stunden entfernte ich das Blatt, zerschnitt es in die beiden Hälften und behandelte jeden Teil für sich, indem ich ihn mit Alkohol auszog, möglichst viele dünne Querschnitte mit dem Rasiermesser hindurchlegte und mit Jodlösung auf den Stärkegehalt prüfte. Ich fand

in der ungefütterten Hälfte:

1. Schnitt ziemlich viel Stärke,
2. ,, ,, ,, ,,
3. ,, viel Stärke,
4. ,, ,, ,,
5. ,, fast überall in der Peripherie Stärke,
6. ,, reichliche Mengen Stärke;

in der gefütterten Hälfte:

1. Schnitt nur zwei Zellen mit Stärke,
2. ,, einige Zellen mit Stärke,
3. ,, fast keine Stärke,
4. ,, nichts,
5. ,, einige Körner Stärke,
6. ,, nichts,
7. ,, ,,

2. war eine Wiederholung des gleichen Versuches mit demselben Ergebnis. Die Verdunkelungsdauer betrug diesmal 48 Stunden.

3. Bei Dionaea muscipula dieselbe Versuchsanstellung einwandfrei zu gewinnen, war schwierig. Bevor ich Insekten (diesmal zerdrückte Ameisen) auf eine der beiden Blattlappen anbrachte, verhinderte ich ein Zusammengehen der Blatthälften durch ein abgepaßtes Stück Holz, das zwischen die Blattränder geklemmt wurde. Meistens

fand ich dann trotzdem das Blatt am Schluß des Versuches geschlossen: das Sperrholz war hinausgeschoben worden. Andererseits war in gelungenen Fällen die Verdauungsflüssigkeit auf die unbelegte Blattseite übergegangen. Die Stärke hatte jedenfalls manchmal auf der gefütterten Seite eine Verminderung erfahren. Ein Versuch, der an zwei verschiedenen, aber gleich großen Blättern derart gemacht wurde, daß das eine Blatt ungefüttert blieb, das andere gefüttert wurde, ergab nach 5 Tagen einen auffälligen Unterschied: das gefütterte Blatt hatte die Stärke nahezu ganz verbraucht.

4. Einwandfrei dagegen zeigte sich Verbrauch der Stärke durch Fütterung bei Pinguicula vulgaris. Nachdem eine Topfpflanze mehrere Tage vorher gut belichtet gewesen war, wurden auf drei Blätter an markierte Stellen in der Nähe des Blattrandes kleine, mit Speichel angefeuchtete Häufchen von Insektenbrei (zerquetschte Fliegen) angebracht und dann die ganze Pflanze durch einen Zinkzylinder verdunkelt. Nach 48 Stunden schnitt ich zwei der so gefütterten Blätter ab, extrahierte nach der Behandlung mit siedendem Wasser das Chlorophyll mittels Alkohol und prüfte mit Jodjodkalium. Eine blauschwarze Färbung trat ein: nur der Blattsaum blieb davon frei und — die Stelle, wo der Fliegenbrei gelegen hatte. Hier fehlte die Stärke vollständig. Ja, in einem dieser Blätter breitete sich die stärkefreie Zone bis nahe zur Blattbasis aus (s. Textfigur), ein Beweis dafür, daß auch die die Stärkeverarbeitung befördernden Stoffe so weit sich verbreitet hatten. Das dritte Blatt entfernte ich erst nach 3 Tagen und hatte denselben Erfolg, eine Vergrößerung des stärkefreien Fleckes war jedoch noch nicht eingetreten.

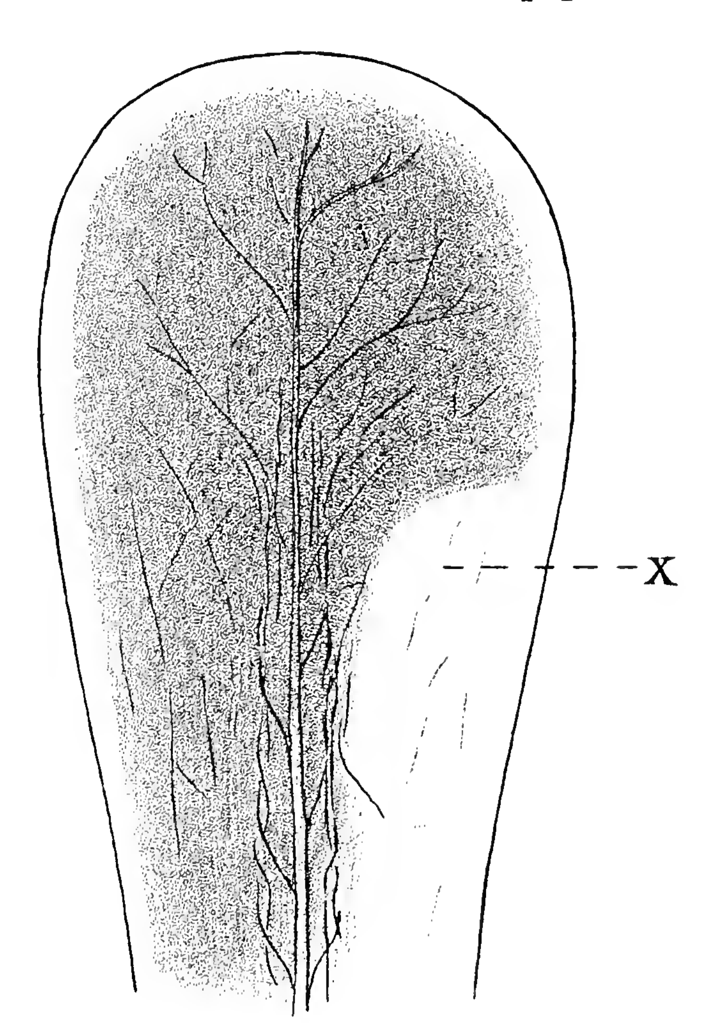


Fig. 1. X Stelle, wo Insektenbrei gelegen hat (vergrößert).

Hier ließe sich eine Reihe anderer Versuche anschließen. Es wäre eine lohnende Aufgabe, verschiedene Stoffe, organischen und anorganischen Ursprunges, auf ihr Verhältnis zur Stärkeverarbeitung bei den Insektivoren durchzuprüfen. So nur ließe sich die Erscheinung in

ihren Einzelheiten befriedigend erklären. Augenblicklicher Mangel an gutem lebenden Pflanzenmaterial ließ mich meine Untersuchung nach dieser Richtung hin abbrechen.

Nachträglich finde ich eine gewisse Bestätigung meiner Feststellungen in der älteren Literatur in einigen Beobachtungen, die Fraustadt 1876 am Schlusse seiner anatomischen Abhandlung über Dionaea muscipula mitteilte. Er bemerkte im Mesophyll der Blätter, die Beute gefangen hielten, stets viel weniger Stärkekörner als in ungefütterten. Einige Fütterungsversuche mit Insekten und Eiweiß bestärkten ihn in der Vorstellung, daß die Absorption in Beziehung zum Stärkegehalt der Blätter stünde. Er nahm an, die Absorption schalte die Assimilation aus. Durch meine Versuche ergibt sich das Gegenteil. Während der Verdunkelung war hier sowieso die Assimilation unmöglich, und die Einwirkung der Fütterung konnte nur auf den Verbrauch der vorher gebildeten Stärke Bezug haben. Ist aber die Stärke verarbeitet, so ist damit Raum für Bildung neuer Assimilate geschaffen.

Verdauung und Aufnahme von Insektennahrung bedeuten folglich eine Erhöhung der Assimilationstätigkeit der Insektivorenblätter.

Aufnahme kohlenstoffhaltiger Verbindungen aus der Insektenbeute.

Mit der Verdauung und Absorption von Eiweiß, die für die meisten Insektivoren durch die Arbeiten von Ch. Darwin, A. Meyer und Dewèvre, Goebel (II), Clautriau, Vines, Luetzelburg usw. sicher gestellt sind, ergibt sich von selbst auch eine Vergrößerung des Kohlenstoffgehaltes der Pflanze. Für die Sarraceniaceen allerdings haben sich einstweilen weder proteolytische Enzyme noch eigentliche Verdauungserscheinungen zeigen lassen [vgl. Goebel (II)], wenn man von den Angaben bei Zipperer absieht (vgl. darüber weiter unten), so daß Miehe diese Gruppe als einen Übergang zwischen Humussammlern und eigentlichen Insektivoren ansprechen möchte (s. Javanische Studien, pag. 383, Fußnote). Erinnere ich mich jedoch der Darlingtonien im Hamburger botanischen Garten, wovon ich einzelne bis oben hin mit einer schwarzen, z. T. breiigen Masse von Insekten gesehen habe und der Angabe in Macfarlane's Monographie (pag. 16), daß er vom natürlichen Standorte viele Blätter von Sarracenia purpurea im unteren Drittel mit Insekten und bei S. flava bis 5—8 cm von der Mündung entfernt mit gefangener Beute bemerkt habe, so kann ich micht nicht des Gedankens erwehren, daß auch hier ein großer Nutzen für die Pflanze

in der Insektenzuführung vorliege. Verdauungsversuche sollten an den natürlichen Standorten dieser Pflanzen angestellt werden, denn sicherlich finden sich die Sarraceniaceen in unseren Kulturen durchweg unter abnormen Verhältnissen, was ja auch das häufige Absterben von mit Insekten überladenen Blättern beweisen dürfte.

Wie weit außer Eiweißstoffen auch andere C-haltige Körper aus den Insekten absorbiert werden, darüber ist bisher so gut wie nichts bekannt. Ch. Darwin's ausführliche Beobachtungen beziehen sich lediglich auf Tentakelreaktionen und einige Verdauungsversuche mit verhältnismäßig zu großen Stücken von Fett, Stärke usw. Im Interesse der Diskussion über die Bedeutung des undifferenzierten Assimilationsparenchyms (s. pag. 348 ff. dieser Arbeit), wie überhaupt der Frage nach dem Sinn der Insektivorie, ist es wertvoll, einige in Betracht kommende C-Verbindungen auf ihre Fähigkeit, von der Pflanze resorbiert und nutzbar gemacht zu werden, eingehender zu prüfen.

Leider ist die tierphysiologische Literatur äußerst arm an chemischen Untersuchungen über die Zusammensetzung des Insektenkörpers. Wir haben gar kein Bild, in welchem Maße auch nur die wichtigsten Bestandteile, Eiweißstoffe, Kohlehydrate und Fette an der Zusammensetzung Anteil nehmen.

Zucker.

Nach O. von Fürth's Vergleichender Physiologie der niederen Tiere (pag. 566) besteht zur Zeit des Ausschlüpfens der Arthropoden der ganze Reichtum an Kohlehydraten aus diffusibelm Zucker. Es bedarf wohl keiner weiteren Prüfung, daß dieser Zucker der Insektenbeute ohne Schwierigkeit bei der Resorption durch die Digestionsdrüsen mit aufgenommen wird. So weisen auch Rosenberg's eingehende Untersuchungen über das Verhalten von Plasma, Kern, Nukleolus und Chromatin in den Drüsenzellen von Drosera während des Verdauungs- und Aufnahmeprozesses auf eine Resorption des Zuckers hin. Einbiegung der Tentakel rufen die Zuckerarten bekanntlich nicht hervor.

Daß eine Zunahme des Stärkegehaltes — die auf Zufuhr von Zucker beruhen könnte — eines gefütterten Blattes nicht eintritt, beweisen die eingehenden Versuche im vorigen Abschnitte. Auch habe ich nicht eine Zunahme des Zuckers im Blatt ersehen können. Mit der Thymolprobe (Molisch) hatte ich einmal im wässrigen Auszug der gefütterten Hälfte eines Drosera-binata-Blattes sogar keinerlei Zuckerreaktion, in der ungefütterten dagegen den charakteristischen roten Ring. Anmerkung: Eidotter und Lecithin ergaben jedenfalls keine

Zunahme des Stärkegehaltes, eher eine Abnahme (Versuche an Dionaea muscipula).

Stärke.

Darwin (pag. 69 und 112), dem es auf den Beweis der Ähnlichkeit von Drosera-Sekret mit dem Verdauungssafte des Magens ankam, hebt an zwei Stellen hervor, daß Stärke bedeutungslos sei und nicht angegriffen werde. Ein diastatisches Enzym sei nicht vorhanden. Er erzielte mit einer wäßrigen Aufschwemmung keinerlei Wirkung auf das Verhalten der Tentakel. Unbenetztes Stärkemehl rief allerdings gut ausgesprochene Einbiegung hervor, was er als Folge der fortdauernden Reizung der Drüsen durch das beständige Aufsaugen des Stärkemehles ansah. Allein Darwin's Experimente schienen mir nicht beweisend, ob nicht doch sehr kleine Mengen Stärke vom Sekret gelöst würden — er benutzte nämlich „ziemlich große Stückchen". — Zudem findet sich bei Zipperer für Sarracenia purpurea die Angabe, daß in der filtrierten Kannenflüssigkeit Stärkekörner nach einigen Tagen korrodiert würden.

Ich wiederholte zunächst Darwin's Versuche an Drosera binata mit kleinen, gut sichtbaren Mengen Stärkemehl, die ich vorsichtig an die Drüsentropfen brachte. Von neun so behandelten Randtentakeln ergab keiner eine Reaktion.

Es galt dann kleinste erreichbare Mengen von Stärkekörnern auf die Drüsen zu bringen. Nach etwas Übung gelang es mir schließlich mittels einer feinen Nadel, die ich beständig unter starker Lupenvergrößerung beobachtete, nur wenige Stärkekörnchen in das Drüsensekret zu schaffen. Ich merkte mit Tuschezeichen die auf diese Weise beschickten Tentakel und stellte sechs Versuche mit Randtentakeln von Drosera capensis an. Z. T. nach 1 Tage, z. T. nach 2 Tagen wurden die betreffenden Drüsentropfen mit Objektträgern abgenommen und unter dem Mikroskop betrachtet. Nirgends fanden sich an den wenigen Stärkekörnern Spuren, die auf Auflösung hätten hindeuten können. Die Tentakel waren in diesem Falle ungereizt.

Um eine mehr den natürlichen Verhältnissen entsprechende Bedingung zu geben, vermischte ich sehr innig in einer zweiten Versuchsreihe kleine, fein pulverisierte Mengen getrockneten Hühnereiweißes mit noch geringeren Mengen von Stärkemehl und setzte dann Proben davon mit der Nadel auf Flächententakel, die durch in die Nähe gelegte Carminstückchen und eine Skizze markiert waren. Vier Versuche ergaben nach 2 Tagen dasselbe Ergebnis wie oben: Die mit einem Deckglassplitter abgehobenen Drüsentropfen enthielten nur unversehrte Stärkekörner.

Drosera besitzt demnach kein diastatisches Enzym. Zipperer's Angaben bezüglich der Stärkeverdauung bei Sarracenia purpurea bedürfen wohl einer Revision. Übrigens will er dort auch Eiweißverarbeitung gefunden haben, die nach Goebel (II) ja nicht stattfinden soll.

Glykogen.

Eine bedeutendere Rolle als die Stärke könnte im Haushalte der Insektivoren das Glykogen spielen. Bei der großen Verbreitung, die das Glykogen im Tierreich hat, hätte man einige Bedeutung für die Ernährung der Insektivoren erwarten können. Auch im Stoffwechsel der Arthropoden kommt dem Glykogen nach von Fürth eine große Bedeutung zu; z. B. stehen Glykogen- und Fettgehalt während der Metamorphose in einem beständig sich verschiebenden Wechselverhältnis zu einander.

Ich untersuchte also das Verhalten zum Glykogen. Versuchspflanzen waren eine Reihe gut gewachsener, stark sezernierender Kulturpflanzen von Drosera rotundifolia. Ein kleines Quantum Glykogen wurde im Reagensrohre mit 10 ccm destilliertem Wasser geschüttelt, so daß sich eine schwach trübe Lösung ergab. Indem ich Proben dieser Flüssigkeit verschieden stark mit Wasser verdünnte, hatte ich 50 %, 25 %, 12,5 % starke Konzentrationen der ursprünglichen Auflösung zur Verfügung. Mit einem Glasstabe wurden kleine Tropfen auf die bezeichneten Blätter verteilt und zwar so, daß auf jede Pflanze nur ein Versuch kam. Nach der unten angegebenen Zeit schnitt ich die betrefffenden Blätter ab und preßte die vorher mit Wasser befeuchtete Blattfläche mehrfach gegen einen Objektträger, so daß jetzt die Flüssigkeit am Glase adhärierte. Die Jodprobe entschied dann über die Anwesenheit des Glykogens.

1. Nach 4 Tagen:

100 % Konzentration	2 Versuche:	Glykogen vorhanden,
50 % ,,	2 ,,	wie vorher,
25 % ,,	2 ,,	,, ,,
12,5 % ,,	1 Versuch:	verunglückt.

2. Versuchsreihe nach 9 Tagen:

100 % nicht wiederholt,
50 % 2 Versuche: Reaktion sehr deutlich,
25 % 2 ,, wie vorher,
12,5 % 2 Versuche: 1. Reaktion, 2. zweifelhaft.

Gleichzeitig wurden Tropfen der Kontrollflüssigkeiten verglichen. Über die Verdauungskraft des Sekretes der Versuchspflanzen entschieden

die zur gleichen Zeit gemachten Versuche mit kleinen Stücken koagulierten Eiweißes.

Ich hatte Lust, diese Experimente fortzuführen und durch Variation und Komplizierung die Ergebnisse sicherer zu stellen, als ich in Abderhaldens Lehrbuch der physiologischen Chemie las, daß auch im tierischen Verdauungsrohr Glykogen nicht ohne weiteres durch die Membranen diffundieren könne und eines Abbaues durch diastatische Enzyme bedürfe. Die Auflösung sei nur scheinbar und eher als kolloidal zu bezeichnen. Danach schien mir die Unverdaulichkeit von Glykogen für Drosera als genügend erwiesen.

Fette.

Freilich bemerkte Ch. Darwin (pag. 112) keine Veränderung der Fettwürfel, als sie auf Droserablätter gelegt wurden, und Olivenöl rief keine Einbiegung hervor. Angesichts der Tatsache aber, daß auch im sauer reagierenden Magensaft ein fettspaltendes Enzym (Magensteapsin) auftritt und wirksam ist und der zeitweilig sehr großen Mengen von Fetten in Insektenleibern — wie man ohne weiteres an Stubenfliegen sehen kann —, hielt ich eine genaue Feststellung der Frage, ob auch bei den insektivoren Pflanzen (Drosera) eine Verdauung und Nutzbarmachung dieser wertvollen Körper stattfände, für sehr wichtig.

Zunächst suchte ich in derselben Weise wie bei der Stärke möglichst kleine Teilchen Rindertalg mit einer Nadel bei starker Lupenvergrößerung an die Sekrettropfen von Randtentakeln zu bringen, was wieder nach einiger Übung gut gelang. Nach mehreren Tagen nahm ich die Drüsentropfen vorsichtig ab und untersuchte sie mikroskopisch.

1. Drosera capensis: bei neun wohlgelungenen Versuchen nach 3 Tagen Fett unter dem Mikroskop gut sichtbar und unverändert vorhanden. Dasselbe Ergebnis bei Versuchen nach 4 Tagen. Drosera binata: nach 4 Tagen drei Versuche wie bei Dr. cap. ausgefallen.

2. Drosera binata: es wurde eine sehr kleine Probe innigen Gemisches von trockenem Hühnereiweiß und Rindertalg auf eine signierte Stelle der Blattfläche gebracht. Drei Versuche: nach 4 Tagen Eiweiß verschwunden, Fett in allen drei Fällen gut nachzuweisen mit Salpetersäure, wodurch es ein graukörniges Aussehen erhält, Eiweiß aber gelb wird und gleichmäßig bleibt.

3. Drosera rotundifolia: Ich operierte mit Milch, also einer Fettemulsion, die ich als kleine Tropfen in verschiedenen Konzentrationen auf die Blattflächen einer Reihe gut sezernierender Versuchspflanzen brachte. Nach 12 Tagen nahm ich wie bei den Versuchen mit Stärke

die Flüssigkeit wieder ab, oder, falls die Blätter trocken geworden waren, benetzte ich sie vorher mit Wasser:

Konzentrierte Milch — weißliche, schleimige Flüssigkeit auf dem Blatt, die unter dem Mikroskope große Fettmassen zeigt,

50 % Milch — schleimige, durchsichtige Masse, gibt nach Behandlung mit Salpetersäure deutlich graukörnige Fettmengen;

25 % Milch — Blatt ist naß, mit HNO_3 deutlich und reichlich Fett,

12,5 % Milch, Blatt trocken, unsicher ob Fett erweislich ist;

6,2 % Milch, wie vorher bei 12,5 %;

3,1 % Milch, Flüssigkeit hatte ursprünglich in mit Deckglas ausgebreiteten Tröpfchen ca. 90 Fettkügelchen im Gesichtsfelde des Mikroskopes (390 fache Vergrößerung), jetzt fraglich, ob noch Fett vorhanden.

Da die weniger konzentrierten Milchtropfen kein Fett mehr nachweisen ließen, wiederholte ich obige Versuche mit der Vermutung, daß dort, wo die Milchflüssigkeit vollständig resorbiert erscheint, möglicherweise die Fettkörperchen sich fest an die Blattfläche gesetzt haben, so daß sie nachher mit Wasser nicht mehr oder schwer abzuheben sind. Ich achtete also diesmal auf tadellos feuchten Raum, der zum mindesten ein zu zeitiges Verschwinden der Versuchstropfen durch Verdunstung verhindern sollte.

Ergebnis nach 7 Tagen: Blätter mit Konzentration 1—4 hatten schleimige Oberflächen, 5 und 6 waren trocken. Aber überall war das Fett unresorbiert und gut nachzuweisen.

Um das Verhalten zum Fett bei alkalischer Reaktion der Milch zu prüfen, machte ich zu obigen Konzentrationen 3—6 einen geringen Zusatz stark verdünnter Kalilauge. Es hätte möglich sein können, daß Droserasekret nur so lange sauer reagiere, als es Eiweiß und ähnliche Körper verarbeitet, danach aber basisch würde und nun bei Gegenwart von Lipasen auch die Fette resorbierbar mache. Nach 7 Tagen sahen alle Versuchsblätter trocken aus, zeigten aber nach Behandlung mit Wasser die Fetttröpfchen noch.

Das Fett wird also selbst in kleinsten Mengen nicht verdaut und aufgenommen.

Daran anschließend untersuchte ich das Verhalten von Drosera rotundifolia zu freien Fettsäuren in dem Gedanken, daß nach Analogie der Vorgänge im tierischen Verdauungskanal zum mindesten die bei der enzymatischen Spaltung auftretenden Produkte von der Pflanze aufgenommen werden müßten, falls das Sekret überhaupt Fettmoleküle

zerlegen könnte. Überdies möchten vielleicht Fettsäuren in den Insekten eine Rolle bei der Zusammensetzung der Körperstoffe spielen.

Palmitinsäure. Ein Stückchen, das drei, und ein anderes, das vier Flächententakel überdeckt, blieben 16 Tage an markierten Stellen der Blattfläche von Dr. rotundifolia liegen. Keinerlei Veränderung war eingetreten. Zwei Tentakel mit winzigen Teilchen Palmitinsäure in der oben öfters erwähnten Weise versehen, wiesen sie nach derselben Zeit bei mikroskopischer Betrachtung wieder auf.

Stearinsäure. Drei Versuche mit minimalen Mengen im Sekret des Randtentakels ergaben nach 16 Tagen dasselbe wie bei der Palmitinsäure. Ferner wurden noch drei weitere Versuche an Flächententakeln und einer unter Hinzufügung von Speichel an einem größeren, vier sitzende Tentakel bedeckenden Stück m t dem gleichen negativen Erfolg gemacht.

Ölsäure. Mit einem feinen Glasfaden, der an seinem Ende eine kleine Kugel hatte, wurden kleinste Mengen an die Drüsenköpfe geführt. 16 Versuche bewirkten ein Zurückbiegen der Tentakel über den Blattrand und Schwarzwerden der Drüsen.

Buttersäure wirkte sofort giftig auf die Drüsenzellen.

Hiernach ist es mit Sicherheit ausgeschlossen, daß Fette und Fettsäuren von Drosera irgendwie ausgenutzt werden. Bestätigt wird dies durch eine grobe Prüfung, die unter natürlichen Verhältnissen angestellt wurde. Läßt man nämlich Stücke von Stubenfliegen (Abdomina vor allem) längere Zeit auf Droserablättern liegen, so daß sie lange der Verdauungstätigkeit ausgesetzt sind, und untersucht nachher auf Fett, so wird man immer den deutlichen Nachweis führen können. Ätherauszüge lassen nach dem Verdunsten Rückstände fettiger Massen, die nach Behandlung mit Salpetersäure unter dem Mikroskop das typisch graukörnige Aussehen haben. Am sichersten aber kann der Beweis mit der Reaktion auf Acroleïn erbracht werden.

Daß in den Absorptionsorganen nach Fütterungen Fett sich bilden kann, hat Goebel (II) bei Utricularia und Pinguicula gezeigt. Diese Fette sollen vom aufgenommenen Lezithin herrühren.

III. Insektivorie und mineralische Ernährung.

Die Reizerscheinungen bei Drosera.

Gestützt auf Darwin's vorbildliche Untersuchungen schleppt sich durch eine Reihe Lehrbücher die Vorstellung, daß der Sinn der Insektivorie einseitig in der Gewinnung von stickstoffhaltigen Verbin-

dungen zu suchen sei. Dieser Gedanke hat seine Veranlassung mit Recht in der Tatsache, daß die Insektivoren befähigt sind, Eiweiß zu verdauen und zu resorbieren, dann aber vor allem auch und mit Unrecht darin, daß sie (Drosera usw.) ungemein fein mit ihren Tentakeln auf Stickstoff führende Körper zu reagieren vermögen. Stickstofflose Substanzen verhalten sich im allgemeinen ohne Wirkung. Im allgemeinen — hier ist erkenntlich; daß keineswegs eine strenge Gesetzmäßigkeit vorliegt. In der Tat könnte wohl eine Anzahl stickstoffhaltiger Stoffe angeführt werden, die keinerlei Einfluß auf die Tentakelbewegung haben, wenn man sich die Mühe gäbe, sie einzeln herauszufinden. Darwin zeigt z. B. die vollkommene Wirkungslosigkeit des Harnstoffes (pag. 109). Daß Harnstoff somit nicht nahrhaft für die Pflanze sei, wie Darwin glaubte, stellt sich jedoch durch Hansteen's Ernährungsversuche an Wasserpflanzen mit Harnstoff und Zucker als irrig heraus. Ganz sicher ist die äußerst feine Reaktionsfähigkeit auf Eiweiß usw., vor allem auf die Ammoniumsalze ein wertvoller Hinweis auf die ernährungsökologische Bedeutung dieser Stoffe, allein, erst in Verbindung mit der Tatsache, daß die Standorte der Insektivoren arm an stickstoffhaltigen Salzen sind. Man kann aus den Reizerscheinungen ohne weiteres keine Schlüsse ziehen. Wie sollte man denn Salzsäure, Borsäure, Apfelsäure, Kampfer usw. (vgl. Darwin, pag. 170 und 188 ff.) als Reizmittel (unschädliche!) verstehen und Kalk- (außer Kalziumphosphat), Magnesia- und Kalisalze als völlig indifferente Agentien. Tatsächlich hat Darwin auch keine weitergehenden Folgerungen gezogen und sich vorsichtig mit einigen Hinweisen begnügt. Die Verdauung von Eiweißkörpern war offenbar, und so durfte er behaupten, daß be der Dürftigkeit des torfigen Bodens das wichtige Element des Stickstoffs den gefangenen Insekten entzogen werde (Darwin, pag. 15). Die Empfindlichkeit für Phosphorverbindungen ging nicht klar aus den Reizversuchen hervor. Es war immerhin auffällig, daß Ammoniumphosphat energischer wirksam als die andern durchgeprüften Ammoniumsalze sich erwies, obwohl es weniger Stickstoff als diese enthält. Kalziumphosphat aber wurde sogar verarbeitet und aufgenommen, worin sich nach Darwin (pag. 244) ein Verlangen der Pflanze nach Phosphor kundgäbe.

Ich suchte zunächst auf dem Wege, den Darwin eingeschlagen hatte, den Ausfall der Reizbewegungen bei Drosera binata mit phosphorsauren Salzen nachzuprüfen und ergänzend einige von ihm nicht untersuchte Phosphate anzufügen (Magnesium-, Baryum-, Aluminiumphosphat). Ich benutzte reinste Substanzen aus der chemischen Fabrik von Kahlbaum. In der folgenden Tabelle finden sich die Resultate zusammenge-

stellt, die sich ergaben, als ich kleinste Stäubchen der angeführten Salze mit der Nadel in die Drüsentropfen einzelner Tentakel brachte. Die Beobachtungsdauer jedes Versuches betrug mindestens 2 Stunden.

	Anzahl der Versuche	Anzahl der Reizerfolge	Bemerkungen
Natriumphosphat Na_2HPO_4	3	3	nach 1 Minute
Kaliumphosphat KH_2PO_4	5	0	mit Speichel Reaktion!
Kalziumphosphat $CaHPO_4 + 2H_2O$.	7	6	nach wenigen Minuten bis 1 Stunde
Magnesiumphosphat $MgHPO_4$ + aqu.	13	1	
Bariumphosphat $BaHPO_4$	6	1	nach einigen Minuten
Aluminiumphosphat $Al_2(PO_4)_2$ . . .	8	1	

Da in diesen Beobachtungen die mechanische Reizung nicht berücksichtigt werden konnte, führte ich anschließend Versuche mit mehr oder weniger schwachen Lösungen dieser Salze aus, indem ich kleine Tropfen davon mit den Drüsentropfen zum Verschmelzen brachte (Tropfen hing an einem dünnen Glasfaden, der in eine Kugel endigte). Die Lösungen wurden durch Kochen von 0,5 g Substanz in 50 ccm destilliertem Wasser und Filtration vom ungelösten Rest hergestellt. Hier das Resultat:

	Anzahl der Versuche	Anzahl der Reizerfolge	Bemerkungen
Natriumphosphat	13	10	
Kaliumphosphat	9	0	mit Speichel überall Reaktion!
Kalziumphosphat	30	13	
Bariumphosphat	20	0	
Aluminiumphosphat	24	0	
Magnesiumphosphat	25	13	
Destilliertes Wasser	10	0	

Natrium-, Kalium- und Kalziumphosphat ergeben eine Bestätigung der Darwin'schen Feststellungen. Von Baryum- und Aluminiumphosphat hatten sich wegen ihrer äußerst geringen Löslichkeit wahrscheinlich nur Spuren gelöst, die unwirksam blieben. Auffällig dagegen mußte die Wirkung des schwer löslichen Magnesiumsalzes sein. Ich fand, daß sich nach 10 Minuten langem Kochen von 0,5 g Substanz in 50 ccm

Wasser 0,059 g gelöst hatten. Meine Mutmaßung, daß hier eine Verunreinigung die Ursache der Reizerfolge sei, bestätigte sich, denn nachdem das Salz durch vielfaches Kochen und Dekantieren gereinigt worden war, zeigte sich bei 20 Versuchen nicht ein einziger Fall zugunsten einer Reizwirkung (meine Bestimmung ergab jetzt von 0,5 g gereinigten Salzes sogar 0,095 g in Lösung). — Um mir mein Bedenken zu zerstreuen, daß das Kaliumphosphat vielleicht nur in geringeren Konzentrationen von Wirkung und Bedeutung sei, beobachtete ich das Verhalten der Tentakel zu 1 %, 0,5 %, 0,25 % und 0,125 % Lösungen dieses Körpers, in je 14 bis 16 Versuchen, aber immer mit negativem Erfolg.

Von sechs Phosphaten üben also nur Natrium- und Kalziumphosphat eine Reizwirkung aus. Da aber alle Natriumsalze Reaktionen hervorrufen, kann nur im Kalziumphosphat der Phosphorsäure eine Rolle zugesprochen werden. Es geht daraus klar hervor und besonders im Hinblick auf die Darlegung im nächsten Abschnitt, daß die Tentakelbewegungen allein keine Aufschlüsse geben und im Grunde keine Bedeutung für die ernährungsökologische Bewertung der Insektivorie haben können. Ist es doch auch nicht zulässig, aus der Wirkung auf die Sekretion der Speicheldrüsen im Munde einen Schluß auf den Nährwert einer Speise zu ziehen oder z. B. in der Chemotaxis der Bakterien einen Maßstab für den Nutzen oder die Giftigkeit der Ursachen ersehen zu wollen (vgl. A. Fischer, Vorlesungen über Bakterien).

Unter den natürlichen Bedingungen treten als Reizmittel für die insektivoren Pflanzen eben nur stickstoffhaltige Körper auf. Sie bewirken die Bewegungen der Tentakel, das Krümmen der Lamina und die energische Sekretion bei Drosera. Und wenn die Verdauung einsetzt und die Absorption, können gleichzeitig mit den N-führenden Stoffen andere mineralische Elemente aufgenommen werden, die denselben Ernährungswert haben und in demselben Sinne ein Bedürfnis der Pflanze befriedigen.

Übrigens wäre es von physiologischem Interesse, das Studium der Reizwirkungen verschiedenster Stoffe auch auf andere Insektivoren auszudehnen. Besonders merkwürdig ist ja die völlige Indifferenz von Drosera Kaliumsalzen gegenüber und die auffällige Wirksamkeit der Natronsalze.

Aufnahme von Phosphor und Kalium.

Goebel (Pflanzenbiologische Schilderungen, pag. 180) macht bei Urticularia und Pinguicula die Beobachtung, daß nach einer Fütterung die Absorptionshaare bzw die Drüsen große Fettkugeln führen. Nach

einer Anzahl Versuche mit verschiedenen Stoffen spricht er Lezithin als die Ursache der Fettbildung an. Nun fragt sich allerdings, ob Lezithin überhaupt von den Absorptionshaaren aufgenommen werden kann, ohne vorher durch Lipase gespalten worden zu sein. Bei Drosera jedenfalls kommt Lipase nicht vor, da Fette nicht im mindesten verdaut werden können. Nach Slowtzoff allerdings ist wiederum die Vorstellung, wonach Lezithin durch Enzyme und Bakterien vorher zersetzt werden müßte, bevor es im Darmkanal des Menschen resorbiert wird, zu weitgehend. Nachweislich ginge ein Teil des Lezithins der Nahrung ohne weiteres in die Lymphe über. So könnten schließlich die Verhältnisse auch bei den Insektivoren liegen, wenn ich es auch für Drosera nicht glaube. Es ist nicht einzusehen, warum Fettsäuren hier unresorbierbar sind und das viel größere, Fettsäure einschließende Molekül des Lezithins aufgenommen werden sollte. Die Dinge verdienen hier untersucht zu werden. Mit der Aufnahme von Lezithin würde natürlich eine Bereicherung der Pflanze an Phosphor erfolgen.

Eine andere Mitteilung über wirkliche Absorption einer phosphorhaltigen Verbindung, die unter natürlichen Bedingungen eine Rolle spielt, findet sich bei Robinson, dessen Abhandlung mir leider unzugänglich blieb und mir nur durch ein Referat im Botan. Centralblatt in den Hauptpunkten bekannt wurde. Danach geschehe eine schnelle Verdauung der phosphorsäurehaltigen Nukleoproteide zusammen mit Hühnereiweiß, Fibrin usf.

Bevor ich auf meine eigene, allgemeine Feststellung der Phosphoraufnahme zu sprechen komme, möchte ich hier die der Resorption von Glyzerylphosphorsäure vorausschicken, die einmal die Zahl der aufnehmbaren Phosphor führenden Stoffe vermehrt, dann aber von neuem beweist, daß Aufnahme und Reizwirkung eines Körpers durchaus nicht zwei Dinge sind, die parallel laufen. Die Glyzerylphosphorsäure wurde in sieben verschieden starken Konzentrationen in Tropfen auf die Blattfläche gebracht. Nach 10 Tagen geschah die Nachprüfung auf Phosphorsäure mit molybdänsaurem Ammonium. Die konzentrierte Flüssigkeit war aus der chemischen Fabrik E. Merck, Darmstadt, und hatte das spez. Gew. 1,125. Die Versuche wurden an sieben verschiedenen, eingetopften Exemplaren von Drosera rotundifolia ausgeführt:

1. Die konzentrierte Säure bewirkte in wenigen Minuten eine Abtötung des Blattes, der Tropfen wurde vom diffundierten Zellsaft rot.
2. 50 % Lösung. Schnelle Tentakelbewegung, Blatt jedoch wie unter 1. in kurzem abgetötet.

3. 25 % Lösung. Relativ langsame Bewegung der Tentakeln, später Blatt abgestorben.
4. 12,5 % Lösung. Sehr spät (nach 1 Tag) einzelne Tentakel eingebogen. Blatt nicht affiziert. Nach 10 Tagen Blatt noch feucht, Phosphosräure-Reaktion zweifelhaft.

5. 6,2 % Lösung 6. 3,1 % „ 7. 1,5 % „	keinerlei Reaktion auf die Tentakel, nach 10 Tagen in der verminderten Flüssigkeit auf dem Blatt kein Phosphorsäurenachweis möglich. Kleine Tropfen der Vergleichsflüssigkeiten ergeben jedoch deutliche Reaktion.

Aus 1,5—6,2 % wässerigen Lösungen wurde also die Phosphorsäure von der Pflanze herausgenommen, ohne daß im mindesten die Tentakel beeinflußt worden waren.

Nach den Angaben von A. B. Macallum (Ergebnisse der Physiologie, VII., 1908) ist es nun möglich, Phosphor in sehr kleinen Mengen, ob einfach gebunden oder in maskierter Form, nachzuweisen. Man läßt das Präparat bis zu 24 Stunden (ich wählte meist 12 Stunden) in der sog. Fresenius'schen Lösung[1]) liegen und bringt es nach mehrfachem Waschen mit verdünnter Salpetersäure in eine frisch bereitete, 1—4 % Lösung von salzsaurem Phenylhydrazin (ich benutzte mit Erfolg 2 % Lösung). Die grünblaue Färbung bezeichnet dann das Vorkommen sowohl des organischen als auch des anorganischen Phosphors.

Um eine Anschauung vom Phosphorgehalte einerseits des Insektenkörpers, andererseits der Drosera-Pflanze zu gewinnen, prüfte ich eine Reihe Stubenfliegen und einige zerschnittene Blätter. Die Fliegen wurden vorher durch Druck so zerquetscht, daß die Eingeweide deutlich zum Vorschein kamen. Es trat überall die charakteristische blaugrünliche Färbung auf, besonders in den Teilen des Thorax. Die Drosera-Blätter, die vorher durch Alkohol entfärbt waren, zeigten indes keinerlei Reaktion. Auch nach der mit der nachträglichen Hämatoxylinüberfärbung von Weyland verfeinerten Methode bekam ich hier keine oder nur zweifelhafte Anzeichen. Einige Vorversuche überzeugten mich bald, daß sämtlicher auf oben beschriebenem Wege nachweisbarer Phosphor aus dem Insekt herausgenommen wird, wenn man es der Verdauungstätigkeit einer Drosera (rotundifolia) aussetzt. So war der Phosphor nicht mehr erweislich an zwei Stückchen Chitinpanzer aus der Gegend

---

1) Fresenius'sche Lösung: 1 g Molybdänanhydrid wird in 4 g Ammoniak (spez. Gewicht 0,88) gelöst, filtriert und der Lösung 15 g Salpetersäure (spez. Gewicht 1,2) zugesetzt.

des Thorax einer großen Fliege mit reichlich anhängender Eingeweidemasse, die 10 Tage lang auf Blättern von Drosera gelegen hatten. Dasselbe war aber auch schon nach 4 Tagen zu zeigen, wie ein anderer Versuch mir bewies. Hier lagen die Tentakel noch dicht über dem Insektenkörper, und doch hatte die Pflanze den Phosphor schon resorbiert.

Ich wiederholte darauf diese Beobachtungen mit dem gleichen Ergebnis. Schmeißfliegen (Calliphora) und Stubenfliegen zeigten nach der Phosphorprobe grünblauen bis tief grünblauen Inhalt des Thorax und Abdomen; Muskeln aus dem Thorax einer Fliege wurden hellblaugrün und zerdrückte Maden verfärbten sich stellenweise. Andererseits wiesen die Rückstände von Fliegenleibern, die 6 Tage der Sekretion von Drosera rotundifolia ausgesetzt waren, in 8 Versuchen an 5 Pflanzen nirgends mehr die grünblaue Reaktion. Daß tatsächlich eine Aufnahme des Phosphors erfolgt, beweist die Untersuchung der Blätter vor und nach der Fütterung. Wie schon gesagt, trifft man in den ungefütterten Blättern Phosphor nicht in den Mengen an, daß er sichtbar gemacht werden könnte, oder nur in zweifelhaften Reaktionen. Anders nach einer Fütterung: nach 2 Tagen erhält man die typische Phosphorreaktion überall im Blatt, besonders schön nach der Hämatoxylin-Überfärbung. Wie es scheint, wird hier der Phosphor in den Chloroplasten gehalten. Die genaueren Verhältnissse der Verteilung in der Pflanze und der Verbreitung des Phosphors werden zurzeit von Herrn Ruschmann im hiesigen Institut festgestellt. Daß auch die Wurzeln von Drosera und andern Insektivoren auffallend arm an Phosphor sind — im Gegensatz zu Wurzeln anderer Pflanzen — gibt Weyland in seinen ernährungsphysiologischen Studien mykotropher Pflanzen an.

An Kalium ist die Drosera-Pflanze nicht so arm wie an Phosphor. Ich habe nur die für den engeren Rahmen dieser Arbeit interessierenden Blätter untersucht. Die Verhältnisse der ganzen Pflanze werden auch hier im einzelnen von Herrn Ruschmann festgestellt werden. Als Reagenz von äußerster Feinheit ist eine Lösung von Natriumkobaltihexanitrit zu verwenden (vgl. Macallum). Es treten bei Gegenwart von Kalium charakteristisch gelbe, fast kugelförmig aussehende Pentagondodekaeder von Kaliumkobaltihexanitrit auf, die nur im Verhältnis 1 : 1000 in Wasser löslich sind. Man legt die Schnitte des frischen Materials einige Minuten in das Reagenz und wäscht wiederholt in Wasser von 1—4° C Temperatur. Die Präparate sind in Kanadabalsam haltbar. In stärkerem Maße tritt diese Reaktion in Fliegenleibern hervor. Das Präparat ist hier gleichsam dicht durchstreut von den schön gelben, lichtbrechenden Kristallen. An verfütterten Insektenteilen konnte ich

aber keinen einwandfreien Unterschied erkenntlich machen. Völlig eindeutig wird erst der Beweis erbracht, daß das Kalium in verhältnismäßig beträchtlicher Menge dem Insekt entzogen wird, wenn die ungefütterten und gefütterten Blätter miteinander verglichen werden. Zwar weist die Lamina nach der Fütterung in meinen Versuchen keine merkbare Anreicherung an Kalium oder eine, die auffällig genug wäre. Einen hervorstechenden Unterschied gibt nur der Vergleich der Tentakel. Ungefütterte Tentakel ließen in meinen Prüfungen meist gar kein Kalium erkennen, oder nur einzelne Kristalle an der Basis, oder zuweilen mehrere kleine Kristalle längs des Leitbündels. Anders nach der Fütterung: Die Tentakel sind stark mit Kalium in fast allen Zellen gefüllt, was sich durch auffällige Bildungen von Kristallen mit dem Kaliumreagenz leicht zeigen läßt. Eine zweitägige Fütterungsdauer scheint zur Demonstration die geeignetste.

Eine Aufnahme des in viel geringeren Mengen vorhandenen Magnesiums mit der bekannten Reaktion zu beweisen, ist mir einstweilen nicht geglückt. Ich zweifle aber nicht, daß auch das möglich sein wird.

Für Kalzium fehlt bis jetzt eine exakte, genau arbeitende mikrochemische Reaktion.

Aus meinen Befunden geht also genügend klar hervor, daß in der Tat durch die Insektivorie eine Kompensation der im Boden fehlenden, wichtigsten mineralischen Elemente — Stickstoff, Phosphor, Kalium — stattfindet (vgl. pag. 340 dieser Abhandlung). Zu mutmaßen ist außerdem eine Aufnahme von Magnesium, Kalzium und Schwefel aus der Insektenbeute. Wir dürfen demnach mit gutem Recht den Sinn der Insektivorie in der Gewinnung von mineralischen Nährstoffen erblicken, besonders auch, wenn wir die im vorigen Kapitel über die Nichtverwertung verschiedener Kohlenstoffverbindungen angestellten Untersuchungen berücksichtigen. Damit ist keineswegs gesagt, daß in verschieden starkem Maße mit der Verarbeitung von Insektennahrung nicht auch eine Vergrößerung des Kohlenstoffgehaltes der Pflanze einträte und von Nutzen sei.

Die Insektivoren sind somit ökologisch den von E. Heinricher in einer Reihe von Abhandlungen (Pringsh. Jahrbücher, Bd. XXXI, XXXII, XXXVI, XXXVII, XLVI und XLVII) eingehend untersuchten Halbschmarotzern anzugliedern, ferner den von E. Stahl und neuerdings wieder von Weyland in ihrer Bedeutung klargestellten Mycorhizapflanzen.

Ich versuchte noch auf einem anderen Wege die Aufnahme und Verwertung oben genannter Elemente zu erweisen, indem ich vergleichende

Kulturen ansetzte. Es gelang mir, Drosera rotundifolia auf Agar steril zu ziehen. Ein Unglück machte jedoch diesen Versuchen ein plötzliches Ende, und in diesem Jahre kamen in eine Reihe Kulturgefäße — mit Agar und Kiesel — ausgestreute Samen nicht zur Keimung. Andererseits erwiesen sich die von mir in Wasserkulturen verwendeten Utricularia intermedia als nicht geeignet, da diese Schlammbewohner die mir zur Verfügung stehenden Crustaceen (Daphniden) nicht in ihre Blasen lockten. Vorsichtige Einspritzungen von Daphnidenbrei mit der Pravazspritze waren auf die Dauer zu umständlich und zeitraubend. Als Kulturflüssigkeit ohne N erwies sich die von Luetzelburg angegebene Zusammensetzung als geeignet, wenn man darin Ammoniumnitrat und Ammoniumphosphat durch Kaliumchlorid ersetzte. Für die phosphorfreie Kultur ist jedoch Knop'sche Lösung mit Substitution des Phosphats durch Kaliumsulfat zu empfehlen (bei halber Konzentration der Knop'schen Flüssigkeit).

Es ist klar, daß die vergleichenden Fütterungsversuche von Kellermann und Raumer (1878), Regel (1879), F. Darwin (1880) und Büsgen (1883) ein allzu ungenügendes Bild von der Bedeutung der Insektennahrung bieten, so wertvoll sie auch einstweilen gewesen sind. Es hat niemand von ihnen mit Substraten von bekannter Zusammensetzung gearbeitet. Außerdem haben diese Experimente immer nur über eine Generation entschieden und lassen die Frage offen, wie der Ausfall nacheinander folgender Generationen bei gefütterten und ungefütterten Pflanzen werden würde.

Zusammenfassung der Hauptergebnisse.

1. Das Wurzelsystem und die Einrichtungen der Transpiration sind bei Dosera rotundifolia nicht hinreichend ausgebildet, um der Pflanze an ihren typischen Standorten die genügende Menge Bodennährstoffe zu übermitteln.

2. Hinsichtlich des Assimilationsparenchyms ergibt sich durchgehend für alle Insektivoren in mehr oder minder ausgeprägtem Maße eine primitive Ausbildung, die eine Beziehung zur Insektivorie wahrscheinlich macht.

3. Alle untersuchten Insektivoren (Drosera, Dionaea, Pinguicula, Darlingtonia) weisen insofern eine geringe Assimilationstätigkeit auf, als sie die durch Assimilation gebildete Stärke nur langsam verarbeiten oder ableiten und so nur langsam neuen Assimilationsprodukten Raum

geben. Die Möglichkeit intensiver Assimilation ist unter künstlichen Bedingungen bei Utricularia gezeigt worden.

4. Verdauung und Aufnahme von Insektennahrung bewirken eine sichtlich schnellere Verarbeitung der Stärke und somit mittelbar eine Erhöhung der Assimilationstätigkeit der Pflanze.

5. Die schnellere Verarbeitung der Stärke in den Blättern der Insektivoren bei Fütterung hat mutmaßlich ihre Ursache in der Zufuhr von mineralischen Elementen.

6. Stärke, Glykogen, Fette und Fettsäure können von Drosera nicht verdaut werden. Sie sind ohne Nutzen bei der Ernährung der Pflanze auf dem Wege der Drüsen.

7. Aus den Reizerscheinungen auf die verschiedenen Stoffe lassen sich keine Schlüsse auf ihre Nährbedeutung ziehen. Unter natürlichen Verhältnissen kommen nur stickstoffhaltige Körper als Reizmittel in Frage. Sie bewirken das Einsetzen der Verdauungstätigkeit, mit der gleichzeitig andere mineralische Elemente aufgenommen werden, die in demselben Maße ein Bedürfnis der Pflanze befriedigen.

8. Drosera empfängt aus der Insektennahrung eine verhältnismäßig große Menge an Phosphor und Kalium (neben Stickstoff) und gewinnt auf diese Art die Elemente, die ihrem Substrate mangeln.

Literaturübersicht.

1) Abderhalden, E., Lehrbuch der physiologischen Chemie, 2. Aufl. Berlin und Wien 1909.

2) Angelstein, U., Untersuchungen über die Assimilation submerser Wasserpflanzen. Diss. Halle 1910.

3) Benecke, W., Die Nebenzellen der Spaltöffnungen, Bot. Ztg.

4) Bokorny, Th., Ernährung grüner Pflanzen mit Formaldehyd. Landwirtschaftl. Jahrb. 1892, Bd. XXI.

5) Bötticher, W., Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Gentianeen. Diss. Erlangen 1895.

6) Büsgen, M. (I.), Die Bedeutung des Insektenfanges für Drosera rotundifolia. Bot. Ztg. 1883, Bd. XLI.

7) Ders. (II.), Über die Art und Bedeutung des Tierfanges bei Utricularia vulgaris. Ber. d. Deutsch. Botan. Ges. 1888, Bd. VI.

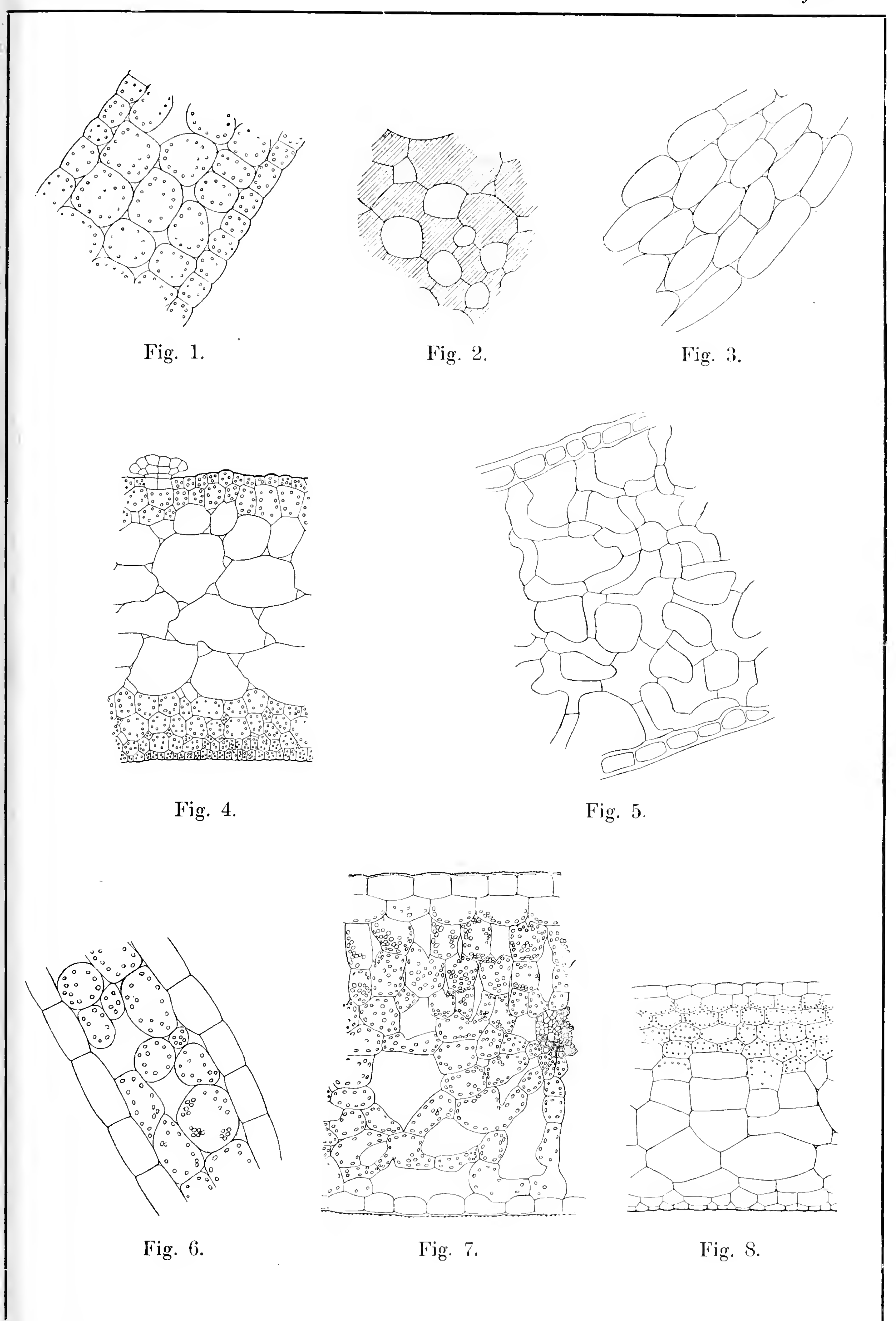
8) Clautriau, G., La digestion dans les urnes de Nepenthes. Mém. couronnés et autres Mém. de l'Acad. royale de Belgique, Tome LIX. Bruxelles 1900.

9) Cohn, F., Über die Funktion der Blasen von Aldrovandia und Utricularia. Cohn's Beitr. z. Biolog. d. Pfl. 1875, Bd. I.

10) Correns, C., Zur Physiologie von Drosera rotundifolia. Botan. Ztg. 1896, Bd. LIV.
11) Czapek, F., Biochemie der Pflanzen, Bd. II. Jena 1905.
12) Darwin, Ch., Insektenfressende Pflanzen. (Aus d. Engl. übersetzt von V. Carus), 2. Aufl. Stuttgart 1899.
13) Darwin, F., Experiments on the Nutrition of Drosera rotundifolia. Journal of the Linnean Society, Bot. 1880, Vol. XVII.
14) Deleano, N. T., Über die Ableitung der Assimilate durch die intakten, die chloroformierten und die plasmolysierten Blattstiele der Laubblätter. Jahrb. f. wiss. Bot. 1911, Bd. XLIX.
15) Diels, L. (I.), Droseraceae. A. Engler's Pflanzenreich, Bd. IV, 112. Leipzig 1906.
16) Ders. (II.), Blattrhizoiden bei Drosera. Ber. d. Deutsch. Botan. Ges. 1906, Bd. XXIV.
17) Drude, O. (I.), Insektenfressende Pflanzen Enzyklopädie der Naturwissenschaften 1879, Bd. I.
18) Ders. (II.), Der Hercynische Florenbezirk. Leipzig 1902.
19) Düggeli, M., Pflanzengeographische und wirtschaftliche Monographie des Sihltales bei Einsiedeln. Diss. Zürich 1903.
20) Fenner, C. A., Beiträge zur Kenntnis der Anatomie, Entwicklungsgeschichte und Biologie der Laubblätter und Drüsen einiger Insektivoren. Flora 1904, Bd. XCIV.
21) Fischer, A., Vorlesungen über Bakterien. Jena 1903.
22) Frank, B., Über neue Mycorhiza-Formen. Ber. d. Deutsch. Botan. Ges. 1887, Bd. V.
23) Fraustadt, A., Anatomie der vegetativen Organe von Dionaea muscipula Ell. Cohn's Beitr. z. Biolog. d. Pfl. 1876, Bd. II.
24) Freidenfelt, T. (I.), Studien über die Wurzeln krautiger Pflanzen. Flora 1902, Bd. XCI.
25) Ders. (II.), Der anatomische Bau der Wurzel in seinem Zusammenhange mit dem Wassergehalt des Bodens. Biblioth. botanica, Heft 61.
26) Fuchs, J., Über die Beziehungen von Agaricineen und anderen humusbewohnenden Pilzen zur Mycorhizenbildung der Waldbäume. Biblioth. botanica 1911, Heft 76.
27) Fürth, O. von, Vergleichende Physiologie der niederen Tiere. Jena 1903.
28) Glück, H., Morphologische und biologische Untersuchungen über Wasser- und Sumpfgewächse, 2. Teil. Jena 1906.
29) Goebel, K. (I.), Morphologische und biologische Studien an Utricularia. Annales du Jard. bot. de Buitenzorg 1890, Tome IX.
30) Ders. (II.), Pflanzenbiologische Schilderungen, Bd. II. Marburg 1891.
31) Ders. (III.), Zur Biologie von Genlisea. Flora 1893.
32) Haberlandt, G. (I.), Vergleichende Anatomie des assimilatorischen Gewebesystems der Pflanzen. Jahrb. f. wiss. Bot. 1882, Bd. XIII.
33) Ders. (II.), Physiologische Pflanzenanatomie, 4. Auflage. Leipzig 1909.
34) Hansteen, B., Über Eiweißsynthese in grünen Phanerogamen. Pringsh. Jahrb. f. wiss. Botanik 1899, Bd. XXXIII.

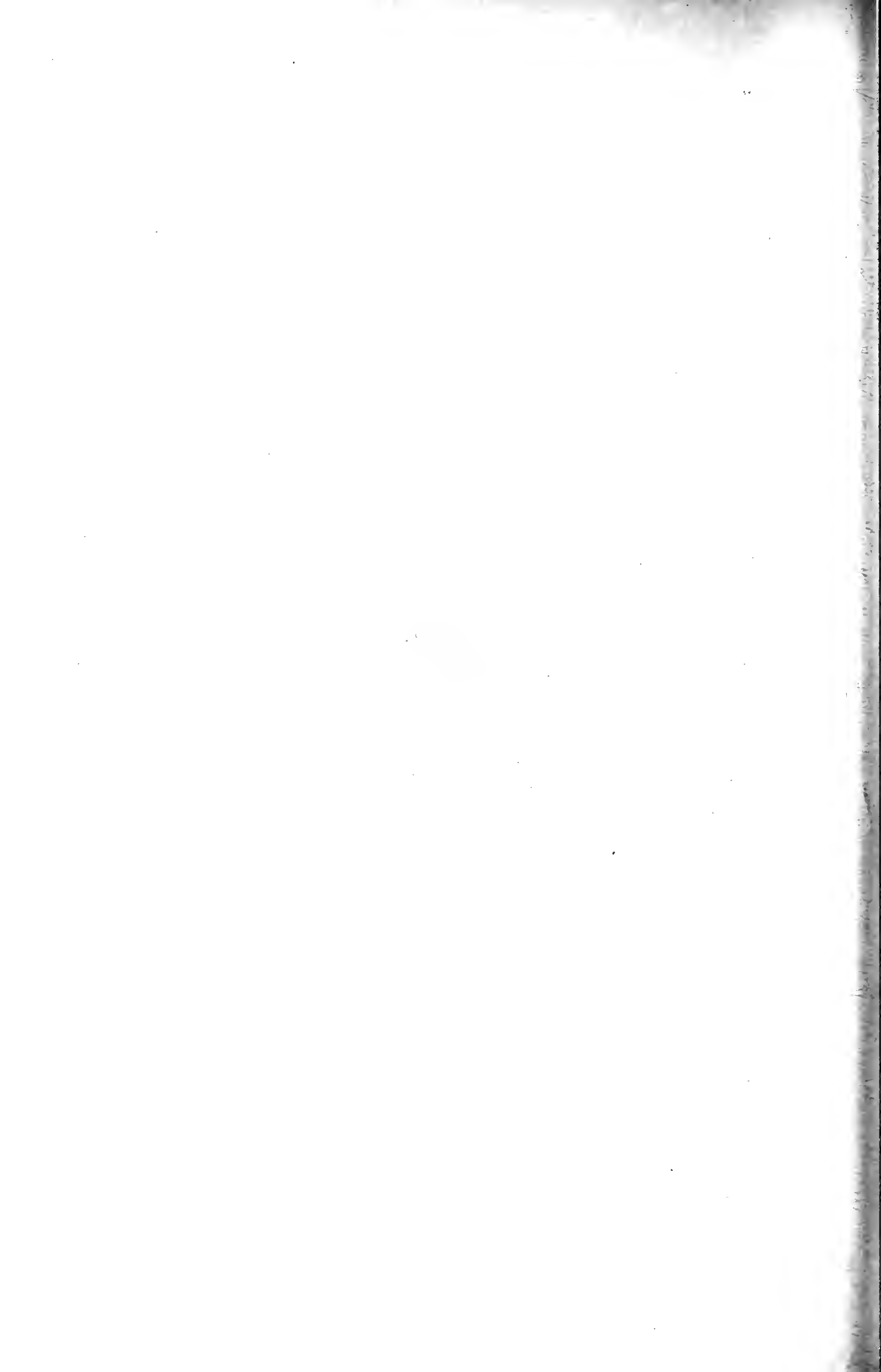
36) Heinricher, E. (I.), Die grünen Halbschmarotzer III. Pringsh. Jahrb. für wiss. Bot. 1901, Bd. XXXVI.
37) Ders. (II.), Zur Kenntnis von Drosera. Zeitschr. des Ferdinandeums f. Tirol. Innsbruck 1902.
38) Ders. (III.), Nachtrag, ebenda 1903.
39) Ders. (IV.), Zur Biologie von Nepenthes, speziell der javanischen N. melamphora. Ann. de Jard. de Buitenzorg 1906, Tome V.
40) Hesselman, H., Zur Kenntnis des Pflanzenlebens schwedischer Laubwiesen. Beih. z. Bot. Zentralbl. 1904, Bd. XVII.
41) Jost, L., Vorlesungen über Pflanzenphysiologie, 2. Aufl. Jena 1908.
42) Kellermann und von Raumer (mitget. von Reess), Vegetationsversuche an Drosera rotundifolia mit und ohne Fleischfütterung. Botan. Ztg. 1878, Bd. XXX.
43) Klein, J., Pinguicula alpina als insektenfressende Pflanze und in anatomischer Hinsicht. Cohn's Beitr. z. Biolog. d. Pfl. 1879, Bd. III.
44) Krafft, S., Beiträge zur Kenntnis der Sarracenien-Gattung Heliamphora. Diss. München 1896.
45) Lang, F. X., Untersuchungen über Morphologie, Anatomie und Samenentwicklung von Polypompholyx und Byblis gigantea. Flora 1901, Bd. LXXXVIII.
46) Luetzelburg, Ph. von, Beiträge zur Kenntnis der Utricularien. Flora 1910, Bd. C.
47) Macallum, A. B., in Ergebnissen der Physiologie 1908, Bd. VII.
48) Macfarlane, J. M. (I.), Sarraceniaceae. A. Engler's Pflanzenreich, Bd. IV, 110. Leipzig 1908.
49) Ders. (II.), Nepenthaceae, ebenda Bd. IV, 111.
50) Marloth, R., Das Kapland, insonderheit das Reich der Kapflora, das Waldgebiet und die Karroo, pflanzengeographisch dargestellt (Ergebnisse d. Deutsch. Tiefsee-Expedition Valdivia, Bd. II, 3. Teil). Jena 1908.
51) Meyer, A., und Dewèvre, A., Über Drosophyllum Lusitanicum. Botan. Zentralbl. 1894, Bd. LX.
52) Miehe, H., Javanische Studien. Abh. d. math.-phys. Klasse d. Königl. Sächs. Ges. d. Wiss., Bd. XXXII, Nr. 4. Leipzig 1911.
53) Munk, H., Die elektrischen und Bewegungserscheinungen am Blatte der Dionaea muscipula. Mit der anatomischen Untersuchung des Dionaea-Blattes von F. Kurtz. Leipzig 1876.
54) Musset, Ch., Fonction chlorophyllienne du Drosera rotundifolia. Comptes rendus, Tome XCVII. Paris 1883.
55) Nitschke, Th., Anatomie des Sonnentaublattes. Botan. Ztg. 1861, Bd. XIX.
56) Oels, W., Vergleichende Anatomie der Droseraceen. Diss. Breslau 1879.
57) Penzig, O., Untersuchungen über Drosophyllum lusitanicum Link. Diss. Breslau 1877.
58) Pfeffer, W. (I.), Über fleischfressende Pflanzen und die Ernährung durch organische Stoffe überhaupt. Landwirtschaftl. Jahrb. 1877, Bd. VI.
59) Ders. (II.), Pflanzenphysiologie, 2. Aufl., Bd. I. Leipzig 1897.
60) Ramann, E., Forstliche Bodenkunde und Standortslehre. Berlin 1893.
61) Regel, E., Fütterungsversuche mit Drosera longifolia Sm. und Dr. rotundifolia L. Gartenflora 1879, Bd. XXVIII.

62) Robinson, W. J., Experiments upon Drosera rotundifolia as to its protein-digesting power, Torreya 1909, Vol. IX, pag. 109—114. Referat Botan. Zentralblatt, Bd. CXIII, pag. 608.
63) Rosenberg, O., Phsiologisch-zytologische Untersuchungen über Drosera rotundifolia L. Upsala 1899.
64) Rywosch, S., Zur Stoffwanderung im Chlorophyllgewebe. Botan. Ztg. 1908, Bd. LXVI.
65) Saposchnikoff, W., Bildung und Wanderung der Kohlehydrate in den Laubblättern. Ber. d. Deutsch. Botan. Ges. 1890, Bd. VIII.
66) Schenck, H., Beiträge zur Kenntnis der Utricularien Utricularia montana Jacqu. und Utr. Schimperi nov. spec. Pringsh. Jahrb. für wiss. Botanik 1887, Bd. XVIII.
67) Schimper, W. (I.), Notizen über insektenfressende Pflanzen. Botan. Ztg. 1882, Bd. XL.
68) Ders. (II.), Über Bildung und Wanderung der Kohlehydrate in den Laubblättern. Botan. Ztg. 1885.
69. Ders. (III.), Zur Frage der Assimilation der Mineralsalze durch die grüne Pflanze. Flora 1890.
70) Schröder, D., Über den Verlauf des Welkens und die Lebenszähigkeit der Laubblätter. Diss. Göttingen 1909.
71) Slowtzoff, B., Über die Resorption des Lezithins aus dem Darmkanal. Beitr. z. chem. Physiologie u. Pathologie 1906, Bd. VII.
72) Solereder, H., Systematische Anatomie der Dicotyledonen. Stuttgart 1899.
73) Stahl, E. (I.), Über den Einfluß des sonnigen oder schattigen Standortes auf die Ausbildung der Laubblätter. Jena 1883.
74) Ders. (II.), Regenfall und Blattgestalt. Annales du Jardin Bot. de Buitenzorg 1893.
75) Ders. (III.), Der Sinn der Mycorhizenbildung. Pringsh. Jahrb. f. wiss. Bot. 1900, Bd. XXXIV.
76) Ternetz, Ch., Über die Assimilation des atmosphärischen Stickstoffes durch Pilze. Pringsh. Jahrb. f. wiss. Bot. 1907, Bd. XLIV.
77) Vines, S. H., The Proteolytic Enzyme of Nepenthes (III.). Annals of Botany 1901, Vol. XV.
78) Vogl, Aug., Phytohistologische Beiträge II. (Blätter der Sarracenia purpurea L.). Sitzungsber. d. K. Akad. d. Wiss., math.-naturw. Klasse. Wien 1865.
79) Weber, C. A., Über die Vegetation u. Entstehung des Hochmoores von Augstumal- im Memeldelta. Berlin 1902.
80) Weyland, H., Studien über die Ernährungsphysiologie mykotropher Pflanzen. Diss. Jena 1912, erweitert in Pringsh. Jahrb. f. wiss. Botanik 1912.
81) Wiesner, J., Elemente der wissenschaftlichen Botanik, Bd. I. Wien 1881.
82) Wollny, Ew., Die Zersetzung der organischen Stoffe und die Humusbildungen. Heidelberg 1897.
83) Wunschmann, E., Über die Gattung Nepenthes. Diss. Berlin 1872.
84) Zacharias, E., Über die Anatomie des Stammes der Gattung Nepenthes. Diss. Straßburg 1877.
85) Zipperer, P., Beitrag zur Kenntnis der Sarraceniaceen. Diss. Erlangen 1885.



Schmid.

Verlag von Gustav Fischer in Jena.



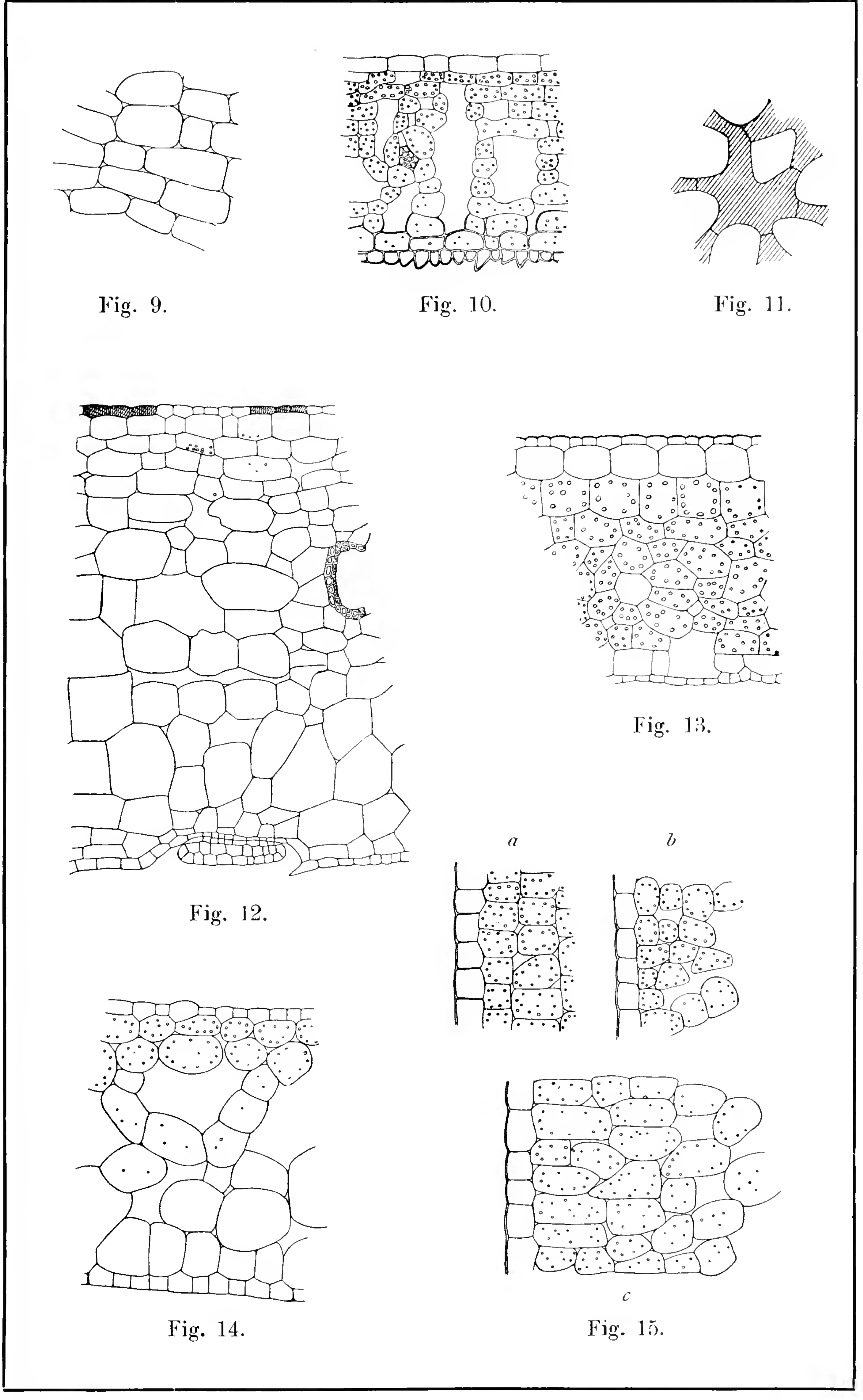
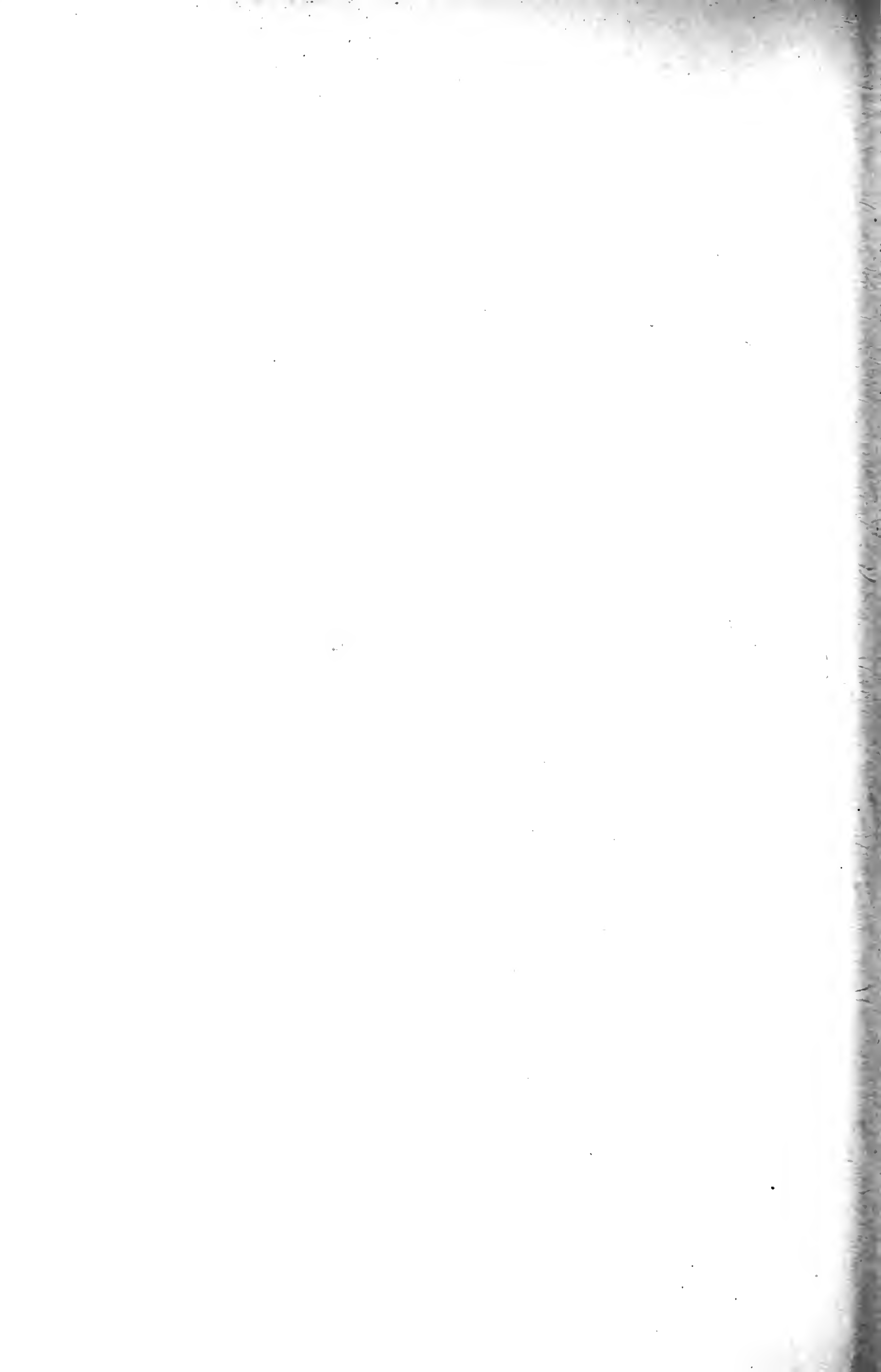


Fig. 9. Fig. 10. Fig. 11.

Fig. 12. Fig. 13.

Fig. 14. Fig. 15.

Schmid. Verlag von Gustav Fischer in Jena.



Figurenerklärung zu Tafel XII u. XIII.

Fig. 1. Drosera rotundifolia, Querschnitt durch das Blatt

„ 2. Dr. capensis, Assimilationsschicht unter der Epidermis der Oberseite in der Aufsicht.

„ 3. Dionaea muscipula. Flächenschnitt durch das Blattgewebe (chlorophyllloser Teil). Die Zellen sind senkrecht zum Hauptnerven gestreckt.

„ 4. Dionaea muscipula. Blattquerschnitt (nach Fraustadt).

„ 5. Drosophyllum lusitanicum. Querschnitt des Blattes.

„ 6. Pinguicula vulgaris. Blattquerschnitt, besonders dünnes Blatt.

„ 7. Utricularia montana. Blattquerschnitt.

„ 8. Darlingtonia californica, junge Pflanze. Querschnitt des Röhrenblattes in der Gegend des Reusenzone.

„ 9. Darlingt. californ. Flächenschnitt durch das Assimilationsgewebe.

„ 10. Sarracenia flava. Querschnitt der Röhrenwandung in Höhe der Geleitzone.

„ 11. Sarracen. flava. Sternförmige Assimilationszelle (im Flächenschnitt).

„ 12. Nepenthes Henryana. Querschnitt durch die Kannenwandung (Absorptionszone). Das Gefäßbündel ist nicht ausgezeichnet worden. Die dunkel gezeichneten Epidermiszellen führen Anthocyan.

„ 13. Nepenthes Henryana. Querschnitt durch das Laubblatt.

„ 14. Cephalotus follicularis. Querschnitt durch die Kannenwandung. (Die Epidermis der Unterseite führt Anthocyan.)

„ 15 *a*, *b*, *c*. Querschnitt durch die obere Partie des Laubblattes, aus verschiedenen Stellen der Lamina, um die verschiedene Ausbildung der Assimilationszellen zu zeigen.

Botanischer Garten in Nongko Djadjar[1] bei Lassang (Ost-Java).

Von **M. Buysman.**

Ich möchte in nachstehenden Zeilen und auch weiterhin eine Übersicht geben der in meinem Garten wachsenden Pflanzen, welche entweder hier heimisch oder akklimatisiert, oder aber nur seit kurzem kultiviert worden sind.

Die Mitteltemperatur des Jahres ist etwa 19° C, das Maximum kommt mit 27—28° sehr selten vor; das Minimum habe ich zweimal mit 9° C beobachtet; höchstes Minimum 16°, niedrigstes Maximum 19°. Dies sind alles Angaben über 4 Jahre (1907—1911). Die Anzahl der Regentage war in den vorigen 3 Jahren nicht weniger als 276 pro Jahr; in diesem Jahre ist jedoch Reaktion eingetreten und ist seit 14 Wochen nur sehr wenig Regen gefallen und in 10 Wochen kein Tropfen! Jetzt (17. November 1911) scheint die Regenzeit anzufangen, aber die Quantität ist noch immer gering. Sonnenschein hatten wir in den $3^1/_2$ vergangenen Jahren sehr wenig, um die Hälfte weniger, als ich in Middelburg, Zeeland, Holland, wo ich 30 Jahre lang ansässig war, beobachtet habe; in den letzten 6 Monaten ist aber die Stundenzahl des Sonnenscheines bedeutend höher gewesen als in den vorangegangenen Jahren pro Jahr! — Es scheint also, daß es hier viele Jahre lang abnormales Wetter gegeben hat und erst seit kurzem normale Zustände eingetreten sind, wenigstens nach dem zu schließen, was ich von Leuten erfahren, welche schon viele Jahre hier am Platze ansässig sind.

Die Vegetation ist hier wunderschön, es kann sich kein einziger Teil Europas damit messen, weil es in den wärmeren Teilen (Südeuropa) viel zu trocken ist für ein üppiges Wachstum der Flora. Es wäre hier gerade ein Fleckchen, wo man fast einen Hortus universalis anlegen könnte, denn sogar von den europäischen Pflanzen gedeihen sehr viele hier im Freien, und was im Freien vom Platzregen

---

1) Der Name Nongko Djadjar bedeutet Allee von Brotfruchtbäumen (Nongko = Artocarpus integrifolia); die Allee ist jetzt verschwunden.

vernichtet wird, läßt sich leicht und ohne Kostenaufwand in Töpfen kultivieren, und zwar auf Tischen in offenen, aber oben geschützten Bambusschuppen, denn die Temperatur ist ja überall dieselbe; in eingeschlossenen, mit Glas gedeckten Bambusschuppen ließen sich die Pflanzen der allerwärmsten Teile der Insel leicht zur Blüte bringen. Manche dieser reinen Tropenpflanzen wachsen und gedeihen sogar im Freien; Mangifera indica und Musa sapientum reifen noch ihre Früchte, obwohl von geringerer Qualität als weiter unten, während Arenga saccharifera und Areca Catechu in 10—15 Jahren zu stattlichen fruchttragenden Pflanzen heranwachsen; nur wachsen sie langsamer als im Tieflande. Übrigens ist die Wärme auch unten viel leichter zu ertragen als im Hochsommer in Europa, wo man allerdings überall nur auf Kälte, aber nicht auf Wärme eingerichtet ist!

Das Klima ist hier das gesundeste, was man sich denken kann; während ich in Holland das ganze Jahr hindurch mit einer Erkältung herumlief, habe ich dieselbe Unpäßlichkeit hier noch nie beobachtet! Manchmal, speziell in der Trockenzeit (Mai—November), haben wir hier Temperatursprünge von 13—14° C (von 10° auf 24°), aber das sind nur Steigerungen der Temperatur, welche nur während der Nacht bis auf das Minimum fällt, und die Differenz von 14° hat man nur in den Morgenstunden von 6—12.

Der Regenwind ist hier SW., aber seit Februar bis heute haben wir nunmehr immer NO.-Wind gehabt. Während der Regenzeit hat man öfters starken Wind, aber keine Stürme, wie solche in Europa vorkommen; bekanntlich kommen Orkane hier nie vor.

Der von hier etwa 30 km entfernte Vulkan Semeru, welcher seit 9 Monaten keine Wirkung mehr zeigte, ist seit einigen Tagen wieder in voller Tätigkeit; hier am Platze haben wir aber, durch einen östlichen bis NO.-Wind, keine Asche und nur eine blasse Farbe des wolkenlosen Himmels ist das einzige Zeichen, daß sich eine Unmasse vulkanischer Steinteilchen in den höheren Regionen befindet. Die in der Nähe des Vulkans liegenden Pflanzungen sind aber mit Asche zum Gewicht von 3 kg pro Quadratmeter überschüttet, und wenn nicht bald starker Regen eintritt, unrettbar verloren oder doch wenigstens sehr stark beschädigt.

Die hier in den Ravinen noch im Urzustande wachsenden Pflanzen gehören meistens zu den Familien der Moreae, Melastomaceae, Euphorbiaceae, Musaceae, Aroideae, Magnoliaceae, Myrtaceae, Borragineae, Apocyneae, Zingiberaceae, Piperaceae usw und sind gewöhnlich in ungeheuren Individuen vertreten.

Von den europäischen und überhaupt von den in den gemäßigten Zonen heimischen Pflanzen wachsen die Holzgewächse äußerst langsam, weil ihnen der Winter und die starke Anregung im Frühling fehlt; einzelne Ausnahmen sind aber sehr merkwürdig: z. B. Ulex europaeus, der Stechginster, welcher in Europa oft schon im Januar blüht, wie ich selbst beobachtet habe (also durchaus keine Warmhauspflanze!), gedeiht hier ausgezeichnet und blüht fast das ganze Jahr hindurch! Robinia Pseud-Acacia, der bekannte nordamerikanische Baum, obwohl langsam wachsend, hat in 3 Jahren schon Manneshöhe erreicht. Der Goldregen (Cytisus Laburnum) hat zwar schon 3 m Höhe erreicht, zeigt aber noch keine Spur von Blüte; Sarothamnus scoparius (Pfriemen), auch ein mitteleuropäisches Gewächs, hat schon geblüht und bereits 3 m Höhe erreicht, während Camellia japonica, ein bis vor kurzem als Gewächshauspflanze in Europa kultivierter Strauch, hier absolut nicht gedeiht; dagegen hat Camellia Thea schon reich geblüht und fruktifiziert. Manche andere japanische Pflanzen gedeihen hier ganz gut, während andere (z. B. Paeonia Moutan) absolut nicht wachsen wollen!

Ich werde jetzt die einzelnen Pflanzen im Garten separat behandeln und wähle als erste:

Maoutia rugosa Wedd.

Ein bis 4 m hoher Strauch, zur Familie der Urticaceae gehörend, welcher mit den länglichen Spitzen, unten weißfilzige Blätter und dunkelrote zusammengehäufte Beeren, als Zierpflanze im Gewächshaus sicher einen Platz würdig wäre; diese Früchtchen werden von den Eingeborenen gegessen, während die Stengel eine starke Faser liefern; die Pflanze ist hier überall wildwachsend zu finden und läßt sich bei guter Pflege zu schönen Kronenbäumchen, überdeckt mit den roten Beeren, heranziehen.

Maoutia rugosa wurde von Weddell beschrieben in den Annales des Sciences Naturelles, séries IV, I auf pag. 194, weiter in Decandolle's Prodromus, Bd. XVI, I, pag. 235,[32] als diversifolia, auch von Miquel im Bd. II seiner „Flora von Ned. Indie“ auf pag. 274 und abgebildet im Museum Botanicum Lugduno-Batavum in Bd. II, Fig. 12 als Lecanocnide diversifolia.

Die Pflanze ist zweihäusig, doch habe ich hier ein männliches Exemplar noch nicht gefunden.

Nongko Djadjar bei Lassang (Ost-Java).

Beiträge zur Kenntnis der Lebensvorgänge in ruhenden Pflanzenteilen II.[1]

Von **H. Müller-Thurgau** und **O. Schneider-Orelli.**

(Mit 6 Abbildungen im Text.)

In einer ersten in der „Flora“[2]) veröffentlichten Arbeit teilten wir Versuchsresultate mit, die einen gewissen Einblick in die Lebensvorgänge ruhender und aus der Ruheperiode ausgetretener Pflanzenteile gewähren. Es handelte sich dabei hauptsächlich um den Einfluß des Vorerwärmens und zum Teil des Ätherisierens, nicht allein auf die Wachstumsvorgänge, sondern mehr noch auf die damit in Zusammenhang stehenden inneren Stoffwechselvorgänge. Die meisten jener Versuche wurden mit Kartoffelknollen durchgeführt. Ein Ätherisieren, wie es beim künstlichen Treiben häufig ausgeführt wird, hatte hier eine deutliche Steigerung der Atmungsintensität zur Folge und zwar für eine längere Reihe von Tagen. Eine ebensolche Atmungssteigerung konnte nun auch durch ein kurzzeitiges Vorerwärmen der Kartoffelknollen erzielt werden, und zwar war diese Steigerung bei höheren Temperaturen beträchtlicher, so z. B. bei 44° stärker als bei 42° und hier wieder stärker als bei 40° oder gar bei 38°. Auch diese Atmungssteigerung erstreckte sich über eine längere Reihe von Tagen, besonders bei den höheren Temperaturen. Näheres hierüber ist in der zitierten Abhandlung enthalten und dort auf pag. 366 zusammengefaßt.

Eine Versuchsreihe ergab deutlich, daß diese Atmungssteigerung nicht etwa herbeigeführt wird durch einen durch den Temperaturwechsel ausgeübten Reiz, sondern daß es sich dabei um die Einwirkung der höheren Temperatur selbst handelt, und zwar war diese Wirkung die gleiche, ob die Knollen in warmem Wasser oder in warmer Luft erwärmt worden waren, vorausgesetzt, daß man das langsamere Eindringen der Wärme im letzteren Falle richtig berücksichtigte. Dementsprechend vermochte eine längere Einwirkung, z. B. von 40°, die

---

1) Aus der schweizerischen Versuchsanstalt für Obst-, Wein- und Gartenbau in Wädenswil.

2) Flora oder Allgemeine botanische Zeitung, Neue Folge, Bd. I, pag. 309.

nachfolgende Atmung mehr zu steigern, als eine kurzandauernde Erwärmung auf die gleiche Temperatur. Bei süß gewordenen Kartoffeln wird die infolge des Zuckergehaltes erhöhte Atmung durch ein Vorerwärmen noch weiter gesteigert; ebenso wirken Wundreiz und Vorerwärmen zusammen. Bei zerschnittenen, vorher süß gewordenen Kartoffeln, bei denen die CO_2-Produktion infolge des erhöhten Zuckergehaltes und des Wundreizes ohnehin beträchtlich gesteigert ist, kam dagegen durch die Vorerwärmung keine weitere Steigerung zustande, sondern die Atmung wurde vielmehr stark herabgesetzt.

Wie zu erwarten war, hatte das Vorerwärmen auch einen Einfluß auf den übrigen Stoffwechsel und damit auch auf die chemische Zusammensetzung. Es stellte sich heraus, daß bei Kartoffeln infolge der Vorerwärmung die Fähigkeit der Zuckerbildung aus Stärke vermindert ist, ebenso aber auch die der Stärkerückbildung aus Zucker. Auch in dieser Beziehung wie bei der Beeinflussung der Atmung zeigen die Folgen der Vorerwärmung eine gewisse Übereinstimmung mit den Erscheinungen des Alterns, und so konnte bei den Versuchen nach unserer Anschauung die Atmung aus zwei Gründen gesteigert werden, einmal mehr vorübergehend durch Einwirkung von Reizen und sodann dauernd durch Abnahme der Lebensenergie beim Altern oder auch bei Einwirkung höherer Temperaturen. Versuche, die festgestellte Einwirkung des Vorerwärmens auf eine Veränderung im Enzymgehalte zurückzuführen, hatten nicht den erwarteten Erfolg; es dürfte außerordentlich schwierig sein, auf diesem Wege der Lösung der gestellten Fragen näher zu kommen, und wir haben daher in den nachfolgend mitgeteilten Versuchen auf eine quantitative Feststellung des Enzymgehaltes verzichtet.

Unsere hauptsächlichsten früheren Versuche über die Einwirkung des Vorerwärmens auf die Stoffwechselvorgänge wurden mit Kartoffelknollen ausgeführt. Nun tritt aber gerade bei diesen die Ruheperiode weniger scharf zutage als bei verschiedenen anderen Pflanzenorganen; auch die Einwirkung des Vorerwärmens auf das Austreiben kommt weniger deutlich zur Geltung, und so erschien es, wie wir schon damals hervorhoben, wünschenswert, die Untersuchung auf solche Pflanzenorgane zu übertragen, bei denen die Aufhebung der Ruheperiode, z. B. infolge eines Warmwasserbades, deutlich zutage tritt. Wenn wir zuerst Kartoffeln als hauptsächliches Untersuchungsmaterial wählten, so geschah dies, weil man erwarten durfte, mit diesem homogen beschaffenen Material klare Resultate zu erhalten, um so mehr, als die Stoffwechselvorgänge in Kartoffeln nach gewissen Richtungen hin schon eingehend

untersucht waren. Für unsere weitere Untersuchung handelte es sich aber nun darum, diese chemischen Vorgänge an Pflanzenorganen zu studieren, die sich gerade in dem physiologischen Zustande befinden, in welchem sie durch das Warmbad zum Austreiben gebracht werden können. Nach den Erfahrungen früherer Versuchsansteller dürfte Convallaria majalis ein geeignetes Material sein und wir haben diese auch gewählt, obschon wir uns die Schwierigkeiten, die sie der chemischen Untersuchung entgegensetzen, nicht verhehlten, da es sich hier nicht um einheitliche, morphologisch gleichartige Gewebekörper handelt, sondern um Komplexe verschieden beschaffener Organe. Zudem sind die Stoffe, die bei Entleerung dieser Reservestoffbehälter und beim Wachstum der jungen Triebe in Betracht kommen, nicht nur Stärke und Zucker wie bei den Kartoffeln, sondern es spielen hier in ziemlicher Menge vorkommende Glykoside wie Convallarin, Convallamarin und Convallamaretin offenbar eine große Rolle[1]), ohne daß man aber in der Lage wäre, diese auf chemisch einfache Weise zu verfolgen und darzutun.

Die Untersuchung wurde dann im weiteren auch auf Flieder (Syringa vulgaris) und Aesculus ausgedehnt und Treibversuche mit Kartoffeln, mit Knollenzwiebeln von Crocus, den Rhizomen von Iris, mit Erdbeerpflanzen, Weinreben und zahlreichen Ziersträuchern ausgeführt.

A. Einfluß des Vorerwärmens auf Maiblumenkeime.

1. Einwirkung auf die chemische Zusammensetzung.

Die sogenannten Maiblumenkeime bestehen aus einem bis 2 dm langen, ziemlich dicht bewurzelten Rhizom, an dessen vorderem Ende sich eine verhältnismäßig große Knospe befindet. Diese besteht aus der Anlage des Blütenstandes, an der schon mit bloßem Auge die einzelnen Blüten zu erkennen sind. Neben dieser Anlage findet sich eine Blattknospe mit zwei Blattanlagen und das Ganze ist von einigen saftigen Hüllblättern vollständig eingehüllt. Es ist nun klar, daß beim Austreiben solcher Rhizome die Stoffwechselvorgänge in den erwähnten Teilen verschieden verlaufen können und daß eine chemische Untersuchung der ganzen Keime wohl kaum irgend eine Auskunft über die zu lösenden Fragen geben würde. Streng genommen, müßte man die Blütenanlagen für sich und ebenso die Blattanlagen, einzelne Rhizompartien, wiederum für sich untersuchen, allein dies erscheint kaum

1) Vgl. Czapek, Biochemie der Pflanzen, Bd. II, pag. 601. Jena 1905.

durchführbar, wenn man sich der makrochemischen Methoden bedienen will; denn die Blütenanlagen z. B. wiegen nur kleine Bruchteile von einem Gramm. Wir hofften zu einem Ziele zu gelangen, indem wir vor der Untersuchung zunächst alle Wurzeln ausschieden und ebenso den weitaus größten Teil der Rhizome und jeweils nur die Knospe mit einem damit in Verbindung stehenden ½ cm langen Stück des Rhizoms verwendeten. Es kann wohl angenommen werden, daß Änderungen im Stoffwechsel der Knospe sich auch in diesem angrenzenden Teile des Rhizoms bemerkbar machen.

Versuch 1.

Da es hauptsächlich darauf ankam, den Einfluß vorübergehender Erwärmung auf die chemischen Umsetzungen treibbarer Maiblumenkeime festzustellen, mußte, um eine richtige Vergleichsbasis zu erhalten, die Untersuchung auch bei solchen Keimen vorgenommen werden, die sich noch nicht in diesem Stadium befanden. Es wurden daher schon am 28. Juli 1910 einem größeren Vorrat gleichartig beschaffener Keime ca. 300 Stück entnommen. Leider waren sie infolge des regnerischen Sommers nicht sehr kräftig entwickelt, wenn auch durchaus gesund.

Von 50 solcher Keime wurde nun sofort der Zuckergehalt bestimmt. Ein gründliches Ausziehen der Inhaltsstoffe der Zellen bietet hier jedoch weit größere Schwierigkeiten als bei den Kartoffeln. Ein bloßes Zerkleinern schien ungenügend, da die so erhaltenen Zellkomplexe voraussichtlich in Wasser liegend ihre Inhaltsstoffe nicht schnell und vollständig genug austreten lassen. Das Abtöten der Zellen würde diesen Vorgang natürlich erleichtern, und wir haben dies herbeigeführt durch ein kurzdauerndes Aufkochen der Keime in Wasser. Dann wurde die nun mit ausgeglühtem Sande zerriebene Keimmasse durch 2—3 Stunden mit Wasser ausgezogen und dabei wiederholt durch einen Leinwandlappen ausgepreßt. Dieser so erhaltene Auszug betrug schließlich 500 ccm und ein Teil desselben wurde zunächst zu einer Bestimmung des direkt reduzierenden Zuckers benutzt. Ferner wurden 100 ccm dieses Saftes mit 0,5 ccm Salzsäure vom spezifischen Gewicht 1,125 während einer halben Stunde auf dem Wasserbad erwärmt, hernach neutralisiert und zur Zuckerbestimmung benützt. (Näheres über die Methode siehe in der zitierten ersten Abhandlung in der Flora, pag. 313.) Es zeigte sich, was schon hier erwähnt sein möge, daß die Convallariakeime Substanzen enthalten, die bei der Erwärmung mit verdünnter Salzsäure reduzierenden Zucker liefern; doch sind diese

Substanzen, wie unsere später anzuführenden Versuche dartun, in der Hauptsache nicht Rohrzucker, sondern Glykoside, wohl in erster Linie Convallarin, das bei der Behandlung mit verdünnter Säure Galaktose liefert, die bekanntlich die Kupferverbindung der Fehlingschen Lösung reduziert. Wir haben die Menge dieser Substanz nicht als Galaktose berechnet und angeführt, sondern als Invertzucker, weil voraussichtlich doch auch andere Substanzen, wie z. B. Rohrzucker, Dextrin, in geringen Mengen in Betracht kommen.

Am gleichen Tage, als man diese 50 Maiblumenkeime zur chemischen Untersuchung verarbeitete, wurden 240 Keime in zwei gleich beschaffene Portionen gruppiert, von denen die eine von 9 Uhr vormittags bis 5 Uhr nachmittags in Wasser von 38° C, das mit Hilfe eines Thermoregulators während der ganzen Zeit auf dieser Temperatur erhalten wurde, getaucht blieb, während die anderen 120 Keime während der gleichen Zeit in Wasser von 19° kamen und wie die ersteren immer vollständig untergetaucht blieben. Nach dieser Behandlung setzte man die Keime beider Gruppen zum Treiben in feuchtes Moos, und zwar in einen Thermostaten zu 25—26° C. Nach 4 und nach 8 Tagen wurden von den vorerwärmten und den nicht vorerwärmten Keimen je 50 auf Zucker untersucht, die übrig bleibenden je 20 Keime verblieben in dem Thermostaten, um den Einfluß des Warmbades auf das Austreiben zu beobachten.

In folgender Zusammenstellung der Ergebnisse beziehen sich die Angaben auf die zugeschnittenen Keime, d. h. Knospe mit ½ cm langem Stück des Rhizoms.

	Gewicht der Keime	In 100 g Frischgewicht		In 100 Keimen	
		Direkt reduzierender Zucker	Gesamtzucker als Invertzucker	Direkt reduzierender Zucker	Gesamtzucker als Invertzucker
Nicht vorerwärmt	g	g	g	g	g
Bei Beginn des Versuches . .	33,54	0,16	8,85	0,11	5,93
Nach 4 Tagen Treiben bei 26° .	38,61	0,49	8,06	0,38	6,22
„ 8 „ „ „ 26° .	39,69	0,40	7,86	0,32	6,24
Vorerwärmt 8 Std. bei 38° C					
Bei Beginn des Versuches . .	33,54	0,16	8,85	0,11	5,93
Nach 4 Tagen Treiben bei 26° .	43,86	0,82	7,70	0,73	6,76
„ 8 „ „ „ 26° .	47,45	0,65	6,42	0,62	6,10

Das Verständnis dieser Zahlen wird dadurch wesentlich erschwert, daß in den Convallaria-Rhizomen die stickstoffreien Reservestoffe nicht in einheitlicher Form, z. B. nur als Stärke, abgelagert sind, sondern daß, wie schon erwähnt, neben der reichlich vorhandenen Stärke sich nicht geringe Mengen von Convallarin und anderen Stoffen befinden. Beim Austreiben werden dementsprechend auch verschiedenartige Umsetzungen stattfinden. Zu Atmung und Wachstum wird voraussichtlich direkt reduzierender Zucker (Dextrose, evtl. auch Galaktose) verbraucht; damit wird eine Umsetzung von Convallarin unter Bildung von Galaktose Hand in Hand gehen und ebenso eine Umsetzung der Stärke in Dextrose. Nicht ausgeschlossen ist es dabei, daß, ähnlich wie in Kartoffeln, eine Rückverwandlung der direkt reduzierenden Zuckerarten in Convallarin, Stärke usw. stattfindet. Bei dieser Sachlage wird man bei der Beurteilung unserer Versuchsergebnisse kleinere Schwankungen im Zuckergehalt nicht zu Schlußfolgerungen verwerten dürfen; nur unzweifelhaft hervortretende beträchtliche Änderungen in der Zusammensetzung können berücksichtigt werden. In vorstehender Tabelle tritt deutlich hervor, daß beim Treiben bei 26° eine merkliche Zunahme an direkt reduzierendem Zucker stattfindet, und zwar bei den vorerwärmten Keimen in noch höherem Grade als bei den nicht vorerwärmten. Es ist hierbei aber zu berücksichtigen, daß die Maiblumenkeime am 28. Juli sich noch nicht vollständig in der Ruheperiode befanden, daß deshalb eine Einwirkung auf die Stoffwechselvorgänge wohl noch leichter möglich war als in ruhenden Keimen. Immerhin zeigt sich auch bei solchen (Versuch 4) eine, wenn auch nicht so weit gehende Steigerung des Gehaltes an direkt reduzierendem Zucker beim Aufenthalt im Treibraum von 26°. Da bei dieser Temperatur die Atmung beträchtlicher ist als bei den kühl gelagerten Rhizomen und auch schon ein gewisses Wachstum stattfindet, weist dies auf eine beträchtliche Zuckerbildung hin, die vielleicht gerade durch die Steigerung der Atmungs- und Wachstumsvorgänge in Gang gesetzt wird. Wenn nun, wie sich zeigt, die Anhäufung von direkt reduzierendem Zucker bei den vorerwärmten noch beträchtlicher ist, so möchten wir hier, gestützt auf Versuch 3 und 4, doch weniger auf eine durch die Vorerwärmung gesteigerte Zuckerbildung schließen, sondern eher, entsprechend dem Verhalten der Kartoffeln, auf eine Verminderung der Rückbildung infolge des Vorerwärmens. Vergleichen wir noch das Verhalten des Gesamtzuckers, so würde aus Kolonne 3 hervorgehen, daß er prozentual abgenommen hat und zwar besonders deutlich bei den vorerwärmten Keimen. Allein diese Abnahme bedeutet nicht etwa ein Verschwinden von Zucker,

sondern es handelt sich mehr um eine Verdünnung, indem die Keime beim Treiben und wahrscheinlich auch schon beim Vorerwärmen Wasser aufgenommen haben und auch etwas gewachsen sind. Zur Prüfung, ob Zucker verschwunden ist, erweist sich Kolonne 5, die den absoluten Gehalt an Zucker angibt, geeigneter, und hieraus läßt sich eine stärkere Zuckerabnahme nicht erkennen. Wohl wird durch Atmung und Wachstum etwas Zucker verbraucht worden sein, allein dieser Verlust ist mehr als gedeckt worden. Über die Ergebnisse des Treibens bei den hier mitzuteilenden Versuchen soll nach Besprechung des letzten im Zusammenhang berichtet werden (vgl. Versuch 14 ff.).

Versuch 2.

Am 12. August 1910, also 15 Tage nach dem ersten Versuch, wurde ein zweiter in gleicher Weise wie jener durchgeführt; nur fand das Treiben nicht bei 26, sondern bei 16° statt. Es wurden wiederum nur die Knospen mit dem angrenzenden Rhizomstück von ½ cm Länge untersucht.

	Gewicht der Keime	In 100 g Frischgewicht		In 100 Keimen	
		Direkt reduzierender Zucker	Gesamtzucker als Invertzucker	Direkt reduzierender Zucker	Gesamtzucker als Invertzucker
	g	g	g	g	g
Nicht vorerwärmt					
Bei Beginn des Versuches . .	43,69	0,06	8,40	0,05	7,35
„ 4 Tagen bei 16°	46,57	0	8,26	0	7,70
Vorerwärmt 8 Std. bei 38°					
Bei Beginn des Versuches . .	43,69	0,06	8,40	0,05	7,35
Nach 1 Tag bei 16°	44,63	0,07	8,18	0,06	7,30
„ 4 Tagen bei 16°	51,09	0,06	8,94	0,06	9,14

Im Gegensatz zu vorigem Versuche hat hier während des Treibens keine Anhäufung von direkt reduzierendem Zucker stattgefunden, was wohl der niedrigen Treibtemperatur (16°) zuzuschreiben ist. Wie die Zunahme des relativen Gesamtzuckergehaltes bei den vorerwärmten Keimen zustande kam, vermögen wir nicht zu erklären; möglich, daß hier doch die Reservestärke in erheblichem Maße angegriffen wurde.

Die bei diesem Versuche erzielten Auszüge benutzte man auch zur Entscheidung, ob die Substanz, welche bei Behandlung mit verdünnter Salzsäure reduzierenden Zucker liefert, Rohrzucker sei oder

nicht. Zu diesem Behufe wurden 30 ccm des mit Soda neutralisierten Saftes der vorerwärmten Keime mit 1 % Toluol und einer kleinen Menge (etwa 18 mg) Invertase von Merck[1]) versetzt und in verschlossenem Gefäß bei 38° aufgestellt. Von dem gleichen Auszug mit verdünnter Salzsäure erwärmt ergaben 10 ccm einen Niederschlag von 162 mg Kupferoxydul; bei dem mit Invertase behandelten Auszug wog dagegen dieser Niederschlag nach 16stündiger Einwirkung nur 5,1 mg. Hieraus erhellt deutlich, daß die durch die Säure gebildete kupferreduzierende Zuckerart nicht aus Rohrzucker entstanden ist. Um sich zu vergewissern, daß die schon etwas länger gelagerte Invertase noch wirksam sei, wurde eine Saccharoselösung hergestellt, deren Gehalt demjenigen der eben untersuchten Lösung entsprach und diese ebenfalls mit Toluol und gleichviel Invertase versetzt und bei 38° aufgestellt. Schon nach 3stündiger Einwirkung ergaben 10 ccm der Lösung 52,8 mg Kuperoxydul, nach 18stündiger Einwirkung 134,9 mg, was zeigt, daß die Invertase noch sehr gut wirksam war. Damit ist aber zugleich der Nachweis geliefert, daß die Maiblumenkeime jedenfalls nur wenig Rohrzucker enthalten und daß die Substanz, die beim Erwärmen mit verdünnter Salzsäure Kupferverbindungen reduzierenden Zucker liefert, anderer Art sein muß. Nun enthalten die Rhizome von Convallaria Glykoside verschiedener Art, bei deren Hydrolyse z. B. auch Galaktose abgespalten wird, die Kupferverbindungen reduziert. Es ist also wohl denkbar, daß der beim Erwärmen der Auszüge entstandene reduzierende Zucker von diesen Glykosiden herrührt.

Das Vorhandensein von ziemlich viel Reservestärke legte den Gedanken nahe, es könnten auch Dextrine in beträchtlicher Menge vorhanden sein und die hier studierten Vorgänge wesentlich beeinflussen. Ihre Anwesenheit ließe sich feststellen durch die Mehrproduktion von reduzierendem Zucker bei 3stündigem Erwärmen mit verdünnter Säure. Der Saft aus nicht vorerwärmten Keimen ergab in einem späteren Versuche nach halbstündiger Behandlung einen Gesamtgehalt der Keime an reduzierendem Zucker von 10,46 %, nach 3stündiger Behandlung von 10,62 %, was auf einen jedenfalls nur geringen Gehalt an Dextrinen schließen läßt. Etwas größer, wenn auch nicht bedeutend, erwies sich dieser Gehalt bei den entsprechenden vorerwärmten Keimen. Der Gehalt an reduzierendem Zucker ergab nach halbstündiger Behandlung 8,92, nach 3stündiger 9,53 %.

---

1) Da diese Firma die Invertase gegenwärtig nicht mehr liefert, hatte Herr Prof. Dr. E. Schulze in Zürich die Güte, uns solche von seinem Vorrat abzutreten.

Versuch 3.

Am 27. August 1910 wurden abermals Convallariakeime vom gleichen Vorrat wie bei Versuch 1 und 2 untersucht, und zwar wollte man in diesem Falle nicht die Umsetzungen beim Treiben ergründen, sondern feststellen, wie sich die vorerwärmten und nicht vorerwärmten Keime beim Lagern in Eis verhalten. Das Ergebnis war folgendes:

	Gewicht der Keime	In 100 g Frischgewicht		In 100 Keimen	
		Direkt reduzierender Zucker	Gesamtzucker als Invertzucker	Direkt reduzierender Zucker	Gesamtzucker als Invertzucker
Nicht vorerwärmt	g	g	g	g	g
Bei Beginn des Versuches . .	56,39	0,32	8,77	0,36	9,90
Nach 5 Tagen bei 0°	56,80	0,18	8,44	0,21	9,58
„ 10 „ „ 0°	54,37	0,42	9,19	0,46	10,00
Vorerwärmt 8 Std. bei 38°					
Bei Beginn des Versuches . .	56,39	0,32	8,77	0,36	9,90
Nach 5 Tagen bei 0°	55,22	0,15	8,52	0,17	9,41
„ 10 „ „ 0°	53,16	0,08	8,07	0,09	8,59

Die vorstehenden Zahlen ergeben, daß die Zeit von 10 Tagen bei 0° noch nicht genügte, eine erhebliche Aufspeicherung von direkt reduzierendem Zucker herbeizuführen; immerhin läßt sich aber doch der auch bei den Kartoffeln beobachtete Unterschied zwischen vorerwärmten und nicht vorerwärmten Organen erkennen. Bei den vorerwärmten war nach 10 Tagen noch keine Anhäufung nachzuweisen und selbst nach 25 Tagen Aufenthalt im Eis (s. folgenden Versuch 4) war sie kaum bemerkbar. Bei den nicht vorerwärmten dagegen betrug der Gehalt an direkt reduzierendem Zucker nach 10 Tagen 0,42 %, nach 25 Tagen 0,85 %. Es läßt sich also auch bei den Maiblumenkeimen eine Schwächung der Zuckerbildung durch das Vorerwärmen nachweisen.

Versuch 4.

Bei diesem am 10. Oktober 1910 begonnenen Versuch hatte man nun Keime in dem Stadium zur Verfügung, in welchem sie sich nach dem Warmbad gut treiben lassen, und man beabsichtigte festzustellen, ob bei diesen Keimen die Einwirkung des Vorerwärmens die gleiche oder eine andere sei als bei den Versuchen 1, 2 und 3. Das Ergebnis war folgendes:

	Gewicht der Keime	In 100 g Frischgewicht		In 100 Keimen	
		Direkt reduzierender Zucker	Gesamtzucker als Invertzucker	Direkt reduzierender Zucker	Gesamtzucker als Invertzucker
Nicht vorerwärmt	g	g	g	g	g
Bei Beginn des Versuches . .	65,72	0	8,13	0,01	10,68
Nach 4 Tagen Treiben bei 26°	65,06	0,22	8,40	0,29	10,94
„ 9 „ „ „ 14°	67,04	0,03	8,33	0,04	11,16
„ 25 „ Lagern im Eis .	59,81	0,85	10,09	1,02	12,06
Vorerwärmt 8 Std. bei 38° C					
Bei Beginn des Versuches . .	65,72	0	8,13	0,01	10,68
Nach 4 Tagen Treiben bei 26°	67,06	0,52	8,02	0,70	10,77
„ 9 „ „ „ 14°	69,09	0,08	8,13	0,11	11,24
„ 25 „ Lagern im Eis .	63,69	0,19	9,18	0,24	11,70

Wie sich schon bei Beginn des Versuches zeigte und ja auch erwarten ließ, waren die Knospen jetzt merklich stärker entwickelt als bei den früheren Versuchen und die Keime (Knospe + ½ cm langes Rhizomstück) entsprechend gehaltreicher. Das Gewicht der Keime zeigt die mittlerweile eingetretene Größenzunahme deutlich und die Zahlen in Kolonne 5 ergeben einen Zuckergehalt, auf 100 Keime berechnet, von 10,7—12,1 g gegenüber 5,9—6,8 g am 28. Juli. Auf 100 g Substanz berechnet ist dagegen der Zuckergehalt jetzt nicht wesentlich verschieden gegenüber dem bei den früheren Versuchsperioden festgestellten.

Die bei 26° getriebenen Keime stimmten in ihrem chemischen Verhalten im wesentlichen mit den am 28. Juli getriebenen überein. Auch jetzt zeigte sich bei 26° eine Zunahme des direkt reduzierenden Zuckers und zwar bei den nicht vorerwärmten von 0,22 %, bei den vorerwärmten von 0,52 %. Oder 100 nicht vorerwärmte Keime enthielten jetzt 0,29 g, am 28. Juli 0,38 g, die vorerwärmten zu gleichen Zeitpunkten 0,70 und 0,73 g. Auch die übrigen Befunde bei diesen Keimen zeigen im ganzen keine neuen Erscheinungen. Obgleich die Knospen jetzt treibfähig sind, was sich schon in der kurzen Zeit von 4 Tagen, besonders aber bei den späteren Beobachtungen gleich behandelter Keime (Versuch 17) ergab, hatte das hinsichtlich der Wachstumsförderung so wirksame Vorerwärmen nicht jene Verschiedenheiten in der chemischen Zusammensetzung im Gefolge, wie man sie nach dem äußeren Effekt vermutet hätte. Das Gleiche läßt sich sagen für die während 9 Tagen bei 14° aufbewahrten Keime. Hier hat sich, wie

schon bei Versuch 2, auch nicht einmal die bei 26° beobachtete Steigerung des Gehaltes an direkt reduzierendem Zucker eingestellt. Die Aufbewahrung im Eis dagegen ergab ein positives Resultat und zwar in voller Übereinstimmung mit Versuch 3, indem bei 0° eine Anreicherung an direkt reduzierendem Zucker stattfand. Bei den vorerwärmten allerdings nur in geringem Maße, bei den nicht vorerwärmten dagegen um 0,85 % oder gleich 1,02 g in 100 Keimen, in 25 Tagen also etwa doppelt so viel wie bei Versuch 3 in 10 Tagen.

Versuch 5.

Im Sommer 1911 zeigten die Maiblumen infolge der anhaltend trockenen Witterung ein anderes Verhalten als im Jahre 1910, was uns veranlaßte, mit solchen Pflanzen einige schon früher durchgeführte Versuche zu kontrollieren, zum Teil auch einige weitere Fragen damit zu beantworten. Nachdem im vorigen Versuch sich gezeigt hatte, daß bei längerem Lagern der Maiblumenkeime bei 0° eine schwache Speicherung von direkt reduzierendem Zucker, ein dem Süßwerden der Kartoffeln ähnlicher Vorgang, stattfand, sollte noch geprüft werden, ob diese Neubildung von direkt reduzierendem Zucker nicht etwa eine direkte Kältewirkung sei und vielleicht durch Anwendung noch tieferer Temperaturen sich steigern ließe. Zu diesem Behufe wurden am 8. Dezember 1911 von zwei frisch dem Garten entnommenen Partien von nicht zugeschnittenen Maiblumenkeimen die eine in einen durch Kälteeinwirkung abgekühlten Raum, die andere in einen solchen von 0° gebracht; in ersterem schwankte die Temperatur zwischen —6 und —10°, sank aber einige Male tiefer, gegen Schluß des Versuches sogar vorübergehend auf —15°. Nach 10 Tagen ergab dann die chemische Untersuchung folgendes Resultat:

	Gewicht der Keime	In 100 g Frischgewicht		In 100 Keimen	
		Direkt reduzierender Zucker	Gesamtzucker als Invertzucker	Direkt reduzierender Zucker	Gesamtzucker als Invertzucker
	g	g	g	g	g
Nach 10 Tagen bei 0°	46,74	0,16	6,00	0,15	5,61
„ 10 „ „ —6 bis —15°	50,97	0	5,89	0	6,01

Während zu gleicher Zeit dem Garten entnommene Maiblumenkeime keine Spur von direkt reduzierendem Zucker enthielten (im Gegensatz zu den im Jahre 1910 gewachsenen), wurde durch das Lagern

bei 0° doch eine deutlich nachweisbare, wenn auch nicht große Menge aufgehäuft. Eine noch stärkere Abkühlung auf unter —6° hat aber diesen Vorgang der Zuckerspeicherung nicht zu steigern vermocht; im Gegenteil wurde dann gar kein direkt reduzierender Zucker gebildet. Es handelt sich also offenbar nicht um eine bloße Kälteeinwirkung, sondern es finden bei 0° Lebensvorgänge statt, als deren Resultierende jene Menge direkt reduzierenden Zuckers erscheint, während bei den ganz niederen Temperaturen diese Lebensvorgänge stille stehen. Auf die kleine Verschiedenheit in der Menge des Gesamtzuckers möchten wir hier kein größeres Gewicht legen. Daß es sich bei der konstatierten Menge von reduzierendem Zucker in den bei 0° aufbewahrten Keimen nicht etwa um eine schon anfänglich vorhandene individuelle Abweichung, sondern um ein wirkliches Resultat des Stoffwechsels bei dieser Temperatur handelt, läßt sich daraus schließen, daß diese Keime beim Treiben etwas rascher wuchsen als die nicht abgekühlten (siehe Versuch 18).

Versuch 6.

In diesem Versuche, dessen Ergebnisse hier nur kurz angeführt sein mögen, wurden Ende Dezember 1911 der Länge nach halbierte Knospen mit den daran befindlichen kurzen Rhizomteilen während 46 Stunden bei 0° erhalten, eine zweite Partie gleich zugeschnittener Keime auf ca. —20° abgekühlt, während 50 weitere Keime ohne Vorbehandlung untersucht wurden. Die in üblicher Weise vorgenommene chemische Untersuchung ergab folgendes Resultat:

	Gewicht der Keime	In 100 g Frischgewicht		In 100 Keimen	
		Direkt reduzierender Zucker	Gesamtzucker als Invertzucker	Direkt reduzierender Zucker	Gesamtzucker als Invertzucker
	g	g	g	g	g
Bei Beginn des Versuches	43,77	0	7,38	0	6,46
Nach 46 Stunden bei 0°	42,62	0,15	7,27	0,13	6,20
„ 46 „ „ —20°	41,74	0,12	7,04	0,10	5,87

Während in den direkt dem Garten entnommenen Keimen, wie auch aus Versuch 8 zu ersehen, mit dem von uns angewendeten Verfahren kein direkt reduzierender Zucker nachzuweisen war, wurde bei der Kälteeinwirkung doch solcher gebildet, allein die vorhandene Menge

von 0,12 und 0,15 % wird wohl kaum der Kälteeinwirkung allein zuzuschreiben sein, denn wie aus Versuch 5 zu ersehen ist, wurde in unverletzten Keimen bei den sehr niederen Temperaturen — 6 bis — 15° selbst bei längerer Dauer kein Zucker erzeugt und bei 0° brauchte es 10 Tage, bis 0,16 % aufgespeichert waren. Wir werden wohl nicht fehl gehen mit der Annahme, daß im vorliegenden Versuche die Zuckeraufspeicherung von 0,12 g einer Wirkung des Wundreizes zuzuschreiben ist, wohl hauptsächlich während der Zeit, bis die Keime vorbereitet, halbiert und wirklich abgekühlt waren. Gleich beschaffene und auf dieselbe Temperatur abgekühlte Keime, die man nicht halbiert hatte, zeigten nämlich in einem zu gleicher Zeit ausgeführten Parallelversuche keine Spur von direkt reduzierendem Zucker. Bei 0° kommt dann noch das schon in Versuch 5 nachgewiesene Süßwerden hinzu, dem in 45 Stunden etwa 0,03 g Zucker entsprechen würde.

Aus den hier und bei anderen Versuchen festgestellten Veränderungen im Gesamtzuckergehalt möchten wir keine weitgehenden Schlußfolgerungen ziehen, weil, wie schon erwähnt, unter den wasserlöslichen Stoffen der Maiblumenkeime sich verschiedenartige finden, die bei Einwirkung von Salzsäure Zucker liefern, weshalb bei der von uns angewendeten Methode eine vollkommen gleichmäßige Inversion nicht vorausgesetzt werden kann.

Versuch 7.

Sowohl bei Versuch 1 als 4 haben die während 4 Tagen getriebenen Keime eine gewisse Zunahme an direkt reduzierendem Zucker gezeigt und zwar die vorerwärmten eine doppelt so große. Es könnte nun die Anschauung entstehen, diese Mehrproduktion in letzterem Falle wäre schon im Warmbade selbst, also bei der 8 Stunden dauernden Erwärmung auf 38° zustande gekommen. In diesem Falle müßte man aber den Unterschied schon am ersten Tage nach der Vorerwärmung beobachten können. Es wurde darum bei diesem, am 8. November 1910 angestellten Versuche eine Partie (50) Keime, bis dahin in der kalten Gartenerde verweilend, sofort untersucht, eine zweite und dritte möglichst gleich ausgewählte einen Tag nach der Behandlung in warmem und kühlem Wasser. Während dieses Tages hatte man die Keime ähnlich wie in den erwähnten Versuchen bei 26° in Moos stehen lassen. Sodann wurde eine vierte und fünfte Partie nach der Behandlung 3 Tage in Moos bei 12° aufbewahrt und erst dann untersucht. Das Ergebnis war folgendes:

	Gewicht der Keime	In 100 g Frischgewicht		In 100 Keimen	
		Direkt reduzierender Zucker	Gesamtzucker als Invertzucker	Direkt reduzierender Zucker	Gesamtzucker als Invertzucker
Nicht vorerwärmt	g	g	g	g	g
Bei Beginn des Versuches . .	62,88	0,27	9,00	0,34	11,33
Nach 1 Tag bei 26°.	57,26	0,06	8,80	0,07	10,08
„ 3 Tagen bei 12°	60,75	0,20	9,34	0,24	11,36
Vorerwärmt 8 Std. bei 38° C					
Bei Beginn des Versuches . .	62,88	0,27	9,00	0,34	11,33
Nach 1 Tag bei 26°.	65,98	0,12	8,40	0,16	11,08
„ 3 Tagen bei 12°	61,20	0,01	8,23	0,01	10,08

Schon die Keime, die man einen Tag bei 26° aufbewahrt hatte, ließen erkennen, daß die Anhäufung von reduzierendem Zucker bei den bei 26° 4 Tage lang aufbewahrten Keimen in Versuch 1 und 4 wirklich während des Treibens zustande kam und nicht etwa während des Vorerwärmens; denn bei diesem Versuche (7) ist eine solche Anhäufung nicht eingetreten. Die kleine Differenz zwischen den vorerwärmten und nicht vorerwärmten Keimen kann wohl während des eintägigen Aufenthaltes bei 26° entstanden sein. Noch deutlicher tritt das erwähnte Versuchsergebnis hervor bei den 3 Tage bei 12° aufbewahrten, wo die vorerwärmten fast gar keinen direkt reduzierenden Zucker enthielten.

Wenn wir sowohl bei diesem als bei früheren Versuchen vermieden, aus den gefundenen Werten weitgehende Schlüsse zu ziehen, so geschah dies namentlich in Rücksicht darauf, daß es nicht gelang, für die verschiedenen Gruppen vollständig gleich beschaffene Keime auszuwählen. Doch darf man sich nicht vorstellen, daß diese Differenzen gar zu große waren. Um einen Begriff von der Größe dieser Fehlerquelle zu geben, seien im nachfolgenden die Untersuchungsergebnisse von zwei Partien Keimen zu je 50 Stück angegeben, die einen großen Gewichtsunterschied zeigten, einen größeren, als er bei den übrigen Versuchen je vorkam. Die Keime wurden am 10. Oktober direkt ohne vorhergehende Erwärmung in der üblichen Weise untersucht.

In der prozentualen Zusammensetzung sind die Keime der beiden Gruppen ziemlich übereinstimmend; dagegen zeigt dann natürlich der

	Gewicht der Keime	In 100 g Frischgewicht		In 100 Keimen	
		Direkt reduzierender Zucker	Gesamtzucker als Invertzucker	Direkt reduzierender Zucker	Gesamtzucker als Invertzucker
	g	g	g	g	g
Gruppe I: 50 Keime	72,74	0,25	8,70	0,36	12,65
„ II: 50 „	62,88	0,27	9,00	0,34	11,33

Gehalt, auf 100 Keime berechnet, infolge des verschiedenen Gewichts der Keime größere Verschiedenheit.

Versuch 8.

Im folgenden Jahre (1911), da die Keime in ihrer Zusammensetzung etwas andere Verhältnisse aufwiesen, wollten wir die Frage, ob die Vorerwärmung selbst ohne das nachfolgende Treiben die chemische Zusammensetzung der Keime verändere, nochmals einer Prüfung unterziehen. Es wurden daher am 4. Dezember 50 Keime in der beschriebenen Weise hergerichtet und sofort der chemischen Untersuchung unterworfen, während 50 gleich beschaffene Keime am 8. Dezember nach einem 14stündigen Aufenthalt in Wasser von 35° untersucht wurden. Das Ergebnis war folgendes:

	Gewicht der Keime	In 100 g Frischgewicht		In 100 Keimen	
		Direkt reduzierender Zucker	Gesamtzucker als Invertzucker	Direkt reduzierender Zucker	Gesamtzucker als Invertzucker
	g	g	g	g	g
Nicht vorerwärmt	47,63	0	6,45	0	6,14
14 Stunden in Wasser von 35° vorerwärmt	45,01	0	5,55	0	5,00

Zunächst fällt auf, daß die Keime in diesem durch Trockenheit ausgezeichneten Jahre beträchtlich leichter waren als nach dem regnerischen Sommer und Herbst 1910. Auffällig ist auch die vollständige Abwesenheit von direkt reduzierendem Zucker bei den untersuchten Keimen, ein Verhältnis, das auch durch das Warmbad nicht geändert wurde. Möglich, daß der Zustand der Ruheperiode ein anderer, vielleicht vollständiger war als im Jahre 1910. Als eine Folge des Warmbades tritt die nicht unbeträchtliche Abnahme des Gesamtzuckers (0,9 %)

zutage; sie ist wohl nicht der gesteigerten Atmung allein zuzuschreiben, sondern es haben voraussichtlich noch Rückbildungen von Zucker in andere, den Rhizomen eigene Substanzen wie Glykoside oder Stärke stattgefunden.

Zur Methode: Um die löslichen Stoffe möglichst vollständig aus den Maiblumenkeimen zu erhalten, wurde bei den bisherigen Versuchen in der Weise verfahren, daß man die Zellen der etwas zerkleinerten Keime durch kurzes Aufkochen in Wasser tötete. Es durfte wohl angenommen werden, daß beim nachfolgenden Ausziehen mit Wasser eine vollständige Erschöpfung bald erreicht würde und daß andererseits infolge des raschen Abtötens durch Erwärmen keine tiefgreifenden Umsetzungen mehr stattfinden könnten. Es war aber auch ein anderer Weg möglich, die Keime vor dem Ausziehen zu töten, indem man sie nämlich durch rasche Einwirkung starker Kälte zum Erfrieren brachte. Wider Erwarten haben diesbezügliche Versuche ergeben, daß die Art des Vorgehens nicht ohne Einfluß auf das analytische Resultat bleibt, wie folgendes Beispiel zeigt.

50 Maiblumenkeime wurden halbiert, dann in Wasser aufgekocht und ausgezogen, 50 möglichst gleich beschaffene ebenfalls halbiert und während 46 Stunden mittels Kältemischung zweimal auf — 23° abgekühlt, hierauf zerrieben und ohne Aufkochen ausgezogen. Die chemische Untersuchung ergab folgendes:

	Gewicht der Keime	In 100 g Frischgewicht		In 100 Keimen	
		Direkt reduzierender Zucker	Gesamtzucker als Invertzucker	Direkt reduzierender Zucker	Gesamtzucker als Invertzucker
	g	g	g	g	g
Keime in Wasser aufgekocht und untersucht	47,63	0	6,45	0	6,14
Die halbierten Keime 46 Stunden in Kältemischung; ohne Kochen untersucht	47,14	0,89	6,56	0,84	6,19

Die beträchtliche Menge von direkt reduzierendem Zucker bei den durch Kälteeinwirkung abgetöteten Keimen kann jedenfalls nicht der Kälteeinwirkung als solcher zugeschrieben werden; auch wird die infolge Wundreizes eingetretene Bildung, wie Versuch 6 zeigt, nur unbedeutend beigetragen haben. Der Unterschied im Zuckergehalt zwischen den auf verschiedene Weise getöteten Keimen muß einen

anderen Grund haben. Um diesen festzustellen und damit eine für die ganze Untersuchung wichtige Frage zu erledigen, wurden in einem weiteren Versuche anfangs Januar 1912 die Keime vor der Einwirkung von Hitze und Kälte nicht halbiert und außerdem wurde auch eine Partie von 50 Keimen ohne vorheriges Abtöten durch Kälte oder Wärme einfach nach gründlichem Zerreiben mit Sand ausgezogen. Das Ergebnis war folgendes:

	Gewicht der Keime	In 100 g Frischgewicht		In 100 Keimen	
		Direkt reduzierender Zucker	Gesamtzucker als Invertzucker	Direkt reduzierender Zucker	Gesamtzucker als Invertzucker
	g	g	g	g	g
50 Keime sofort untersucht; ohne Kochen oder Kältemischung .	45,26	0,79	7,32	0,71	6,62
50 Keime 45 Stunden in Kältemischung; Keime ohne Kochen untersucht	46,72	0,80	7,48	0,74	6,99
50 Keime 45 Stunden in Kältemischung; Keime nach Kochen untersucht	44,82	0	6,91	0	6,20

Die sofort nach einfachem Zerreiben, also ohne Einwirkung der Kälte oder des Kochens untersuchten Keime (erste Zeile) stimmen in den Zuckergehalten mit den in Kältemischung zum Gefrieren gebrachten (zweite Zeile) überein, was aufs neue zeigt, daß diese Art Kälteeinwirkung keine Veränderung verursacht. Ganz abweichend verhielten sich aber die Keime, die vor dem Ausziehen aufgekocht wurden. Es war kein direkt reduzierender Zucker nachzuweisen; die als solcher bestimmte Substanz ist infolge des Kochens verschwunden, und zwar liegt die Annahme nahe, daß sie in der Wärme in unlösliche Verbindung trat mit Substanzen, die beim gewöhnlichen Ausziehen der Keime nicht in den wässerigen Auszug übergehen. Wenn man einen unter bloßem Zerreiben der Keime gewonnenen Auszug, der nach obigen Resultaten direkt reduzierenden Zucker enthält, aufkocht, so verschwindet dieser nicht (vgl. zweitfolgende Tabelle). Man könnte bei dem erwähnten Vorgange an die Phosphatide, speziell an die Lecithine der Pflanzenzellen denken, von denen bekannt ist[1]), daß sie in Wasser unlöslich sind und Zucker zu binden vermögen.

---

1) Schulze, E., Chemiker-Zeitung 1908, Nr. 81.

Doch dürfen hierbei jene Versuche (3 und 4) nicht unberücksichtigt bleiben, bei denen die Auszüge von bei 0° gelagerten Keimen trotz des Kochens der letzteren bei der Untersuchung doch direkt reduzierenden Zucker ergaben. Nun könnte man annehmen, daß diese Keime so viel von diesem Zucker enthielten, daß beim Aufkochen nicht aller gebunden wurde und daß nur der Rest zur Bestimmung gelangte, doch kann es sich hierbei auch um verschieden beschaffene, Kupferverbindungen direkt reduzierende Substanzen handeln. Allein es wird wohl richtiger sein, von solchen Annahmen vorläufig abzusehen, die hier festgestellte Lücke in unserer Kenntnis zuzugeben und bei der weiteren Untersuchung zu berücksichtigen.

Um die Fehlerquellen der Methode auch noch nach anderer Richtung hin zu prüfen, suchten wir festzustellen, ob die Auszüge aus nicht aufgekochten, also bloß durch Zerreiben allein oder durch Kälteeinwirkung und Zerreiben gewonnenen Auszüge, beim Stehen vielleicht infolge Enzymwirkung sich rasch veränderten. So wurde z. B. am 17. Januar aus 50 in der üblichen Weise zugeschnittenen Keimen der Saft durch bloßes Zerreiben und Ausziehen mit Wasser gewonnen; ein Teil wurde dann sofort untersucht, ein anderer Teil in einem verschlossenen Glase bei 12° 24 Stunden stehen gelassen und dann untersucht. Das Ergebnis war folgendes:

	Gewicht der Keime	In 100 g Frischgewicht		In 100 Keimen	
		Direkt reduzierender Zucker	Gesamtzucker als Invertzucker	Direkt reduzierender Zucker	Gesamtzucker als Invertzucker
	g	g	g	g	g
Auszug sofort nach dem Auspressen untersucht	47,62	0,65	6,31	0,62	6,01
Auszug nach 24stündigem Stehen bei 10° untersucht		0,85	6,57	0,81	6,26

Es trat in der Tat während des 24stündigen Stehens eine Vermehrung des direkt reduzierenden Zuckers ein; wenn auch diese Zunahme auf einzelne Stunden berechnet unbedeutend ist, so wird man sich doch bei der Untersuchung von Auszügen aus nicht aufgekochten Keimen ein möglichst rasches Arbeiten und baldiges Untersuchen zur Regel machen.

Da die bei einem Teil unserer Versuche angewendete Methode (Aufkochen der Keime) andere Resultate gibt als ein Ausziehen nach

bloßem Zerreiben, so können natürlich nur die in gleicher Weise erzielten Versuchsresultate miteinander verglichen werden, was wir selbstverständlich bei unseren weiteren Darlegungen berücksichtigen werden. Es scheint übrigens, daß die Keime in den verschiedenen Jahrgängen sich auch in dieser Beziehung verschieden verhalten; denn bei den zu Versuch 1—4 und 7 verwendeten Keimen vom Jahre 1910, bei denen der Saft überall nach Aufkochen der Keime gewonnen wurde, fanden sich trotzdem fast stets gewisse Mengen reduzierenden Zuckers, während bei den Keimen von 1911 (Versuch 5, 6, 8), wenn nicht durch längeres Verweilen bei 0° oder durch Wundreiz Zucker gebildet wurde, nach dem Aufkochen der Keime absolut kein solcher nachzuweisen war.

Mit Rücksicht auf das Ergebnis dieser erst im späteren Verlauf unserer Untersuchung angestellten, die Methode des Ausziehens der Keime betreffenden Beobachtungen, sollen im nachfolgenden noch zwei Versuche mitgeteilt werden, bei denen die Keime ohne Aufkochen ausgezogen wurden.

Versuch 9.

Bei Keimen vom Jahre 1911 stellte man im Januar 1912 die Einwirkung des Vorerwärmens auf den Gehalt an direkt reduzierendem Zucker fest. 50 Keime wurden vorerwärmt und zwar in Wasser von 35° während 14 Stunden, daneben blieben 50 möglichst gleich beschaffene ohne Vorerwärmung. Zum Ausziehen wurden die Keime dann nur im Mörser mit Sand fein zerrieben. Das Ergebnis der chemischen Untersuchung ist in folgender Tabelle enthalten. Nebenbei wurde eine Partie des Auszuges der nicht vorerwärmten aufgekocht und dann der Untersuchung unterzogen.

	Gewicht der Keime	In 100 g Frischgewicht		In 100 Keimen	
		Direkt reduzierender Zucker	Gesamtzucker als Invertzucker	Direkt reduzierender Zucker	Gesamtzucker als Invertzucker
	g	g	g	g	g
Keime nicht vorerwärmt; Saft nicht aufgekocht	47,46	0,71	6,72	0,68	6,38
Keime nicht vorerwärmt; Saft aufgekocht		0,75	6,81	0,71	6,46
Keime vorerwärmt; Saft nicht aufgekocht	47,57	0,57	5,71	0,54	5,43

Durch das Vorerwärmen wurde demnach der Gehalt an direkt reduzierender Substanz nicht, wie man vielleicht hätte erwarten können, sofort erhöht, sondern vielmehr vermindert. Dieses Ergebnis steht in vollständiger Übereinstimmung zu dem nach anderer Methode (mit Aufkochen) erzielten Resultat von Versuch 7. So wird man also die wachstumsfördernde Wirkung des Warmbades nicht auf eine momentane Zuckerspeicherung zurückführen können. Durch Erwärmen des Saftes wurde dessen Zuckergehalt nicht verändert, welche Beobachtung als Vervollständigung zu dem auf pag. 403 Ausgeführten erwähnt sein mag.

Versuch 10.

Unter den schon mit Keimen vom Jahre 1910 angestellten Versuchen möge hier noch ein solcher angeführt werden, bei dem die Keime ebenfalls ohne Aufkochen ausgezogen wurden. Während bei den meisten früheren Versuchen die Einwirkung des Warmbades während der eigentlichen Ruheperiode geprüft wurde, wollten wir diesen Einfluß auch noch in der Zeit des Ausklingens der Ruheperiode feststellen. Zu diesem Behufe wurden am 29. November 1910 wiederum 100 Keime in zwei gleiche Gruppen gebracht, die einen in Wasser von 38° während 8 Stunden vorerwärmt, die anderen während dieser Zeit in Wasser von 19° gelegt. Sodann kamen beide Partien in Moos zum Treiben bei 26°. Die hierauf folgende chemische Untersuchung wurde in der beschriebenen Weise vorgenommen und ergab folgendes Resultat:

	Gewicht der Keime	In 100 g Frischgewicht		In 100 Keimen	
		Direkt reduzierender Zucker	Gesamtzucker als Invertzucker	Direkt reduzierender Zucker	Gesamtzucker als Invertzucker
	g	g	g	g	g
Nicht vorerwärmt					
Nach 3 Tagen bei 26°	68,02	2,24	9,32	3,05	12,67
Vorerwärmt 8 Std. bei 38°					
Nach 3 Tagen bei 26°	64,76	1,23	7,99	1,60	10,36

Auffallend ist hier der hohe Gehalt an direkt reduzierendem Zucker, und zwar ist er bei den nicht vorerwärmten fast doppelt so groß als bei den vorerwärmten. Es dürfte jetzt, da die Keime aus der Ruheperiode herausgetreten sind, im Gegensatz zum Verhalten

während der Ruheperiode selbst (Versuch 1 und 4) bei der Temperatur von 26° eine sehr ausgiebige Bildung von direkt reduzierendem Zucker stattfinden, während der Verbrauch durch Rückbildung mehr zurücktritt. In diesem Falle muß dann die hemmende Wirkung des Vorerwärmens auf diese Zuckerbildung deutlicher zutage treten als in den früheren Perioden. Vielleicht hat auch das durch die Vorerwärmung angeregte stärkere Wachstum und der hierdurch verursachte stärkere Zuckerverbrauch zu dem geringeren Zuckergehalte der vorerwärmten Keime beigetragen. Der höhere Gesamtzuckergehalt der nicht vorerwärmten Keime weist darauf hin, daß die starke Produktion des direkt reduzierenden Zuckers nicht aus den Glykosiden stattfindet, sondern aus der Reservestärke.

Nicht unerwähnt soll auch an dieser Stelle das auffällig verschiedene Verhalten der Maiblumenkeime des regnerischen Sommers 1910 und derjenigen des abnorm trockenen und warmen Sommers 1911 bleiben. Während, wie der letzte Versuch (10) erkennen läßt, die Keime von 1910 schon Ende November deutlich aus dem Ruhezustand ausgetreten waren, befanden sich die vom Jahre 1911 selbst im Januar noch in voller Ruhe. Auch war der Ruhezustand hier offenbar ein tieferer; darauf weist wenigstens der Umstand hin, daß diese Keime beim Ausziehen nach Aufkochen nicht die geringste Spur von direkt reduzierendem Zucker aufwiesen, während die von 1910 bei gleicher Behandlung fast stets geringere oder größere Mengen von solchem enthielten.

2. Einfluß des Vorerwärmens auf die Atmung der Maiblumenkeime.

Versuch 11.

Es schien uns von Interesse zu sein, auch bei den Maiblumenkeimen, ähnlich wie früher bei den Kartoffeln, den Einfluß des Vorerwärmens auf die Atmungsintensität festzustellen. Zu diesem Zwecke wurden am 26. August 1910 (Datum von Versuch 3) zwei gleiche Portionen zu je 50 Stück Maiblumenkeime hergerichtet wie für die chemische Untersuchung, also jede Knospe mit einem ½ cm langen Teil des Rhizoms. Die beiden Portionen kamen dann in zwei Enzsche Gärzylinder, die wir für Atmungsversuche geeignet gefunden haben (Flora 1910, N. F. Bd. I, pag. 311). Die Atmungsbestimmungen wurden dann in der an der zitierten Stelle näher beschriebenen Weise durchgeführt, d. h. die von den Keimen entwickelte und dann getrocknete Kohlensäure in Kalilauge aufgefangen und dann durch Wägung

bestimmt. Die Atmungsapparate standen dabei in einem verdunkelten Raum, dessen Temperatur konstant bei 19° C gehalten werden konnte. Zunächst stellte man die Atmung während einiger Tage in beiden Portionen fest, und erst dann (am 29. August), nachdem man sich von ihrem übereinstimmenden Verhalten versichert, wurde die eine während 8 Stunden in Wasser von 38° vorerwärmt, während die andere in der gleichen Zeit in Wasser von 18° lag. Nach dieser Behandlung kamen die Keime wieder in die Atmungsapparate zur weiteren Verfolgung der Atmungsintensität.

I. 50 Keime 53,22 g 8 Stunden in Wasser von 18°.
II. 50 „ 54,15 g 8 „ „ „ „ 38°.

Datum	Versuchsdauer	Kohlensäureausscheidung pro 100 g und 1 Stunde	
		I	II
	Std.	mg	mg
Vor der Behandlung			
26.—27. August 1910	19½	**20,4**	**18,9**
27.—29. „ 1910	45	**15,2**	**15,1**
Nach der Behandlung			
29.—30. August 1910	17	**11,7**	**14,6**
30. „ 1910	6	**11,6**	**13,0**
30.—31. „ 1910	24	—[1]	**12,3**

Die beiden Partien, die ja anfänglich gleich behandelt waren, zeigten in der ersten Zeit eine beträchtlich höhere Atmung als später, was teils dem Wundreiz zuzuschreiben ist, teils auch dem Umstande, daß solche isolierte Organe ein ständiges Sinken der Atmungsintensität aufweisen. In der Zeit vom 27. bis 29. August war die Atmung der beiden Partien annähernd gleich stark und man schritt nun zu der erwähnten verschiedenen Vorbehandlung in Wasser. Nach dieser 8 Stunden dauernden Behandlung wurden die Keime wieder abgetrocknet und in die Atmungsapparate gebracht, wo die bei 38° vorerwärmten Keime eine merklich stärkere Kohlensäureausscheidung ergaben. Es hat auch hier das Warmbad die nachherige Atmungsintensität gesteigert, ähnlich wie wir dies in der ersten Abhandlung für die Kartoffel nachgewiesen haben.

1) Bestimmung verunglückt.

Versuch 12.

Da die bei Versuch 7 verwendeten Maiblumenkeime, wie später gezeigt werden wird, noch nicht im treibbaren Zustande sich befanden, so wurde ein ähnlicher Atmungsversuch am 14. November 1910 begonnen, in welcher Periode sich die Keime leicht treiben ließen. Es wurden wiederum zwei Partien Keime zu 50 Stück in der beschriebenen Weise zugeschnitten, hierauf in die Atmungsapparate in konstant 19° gebracht, und nachdem so die ursprüngliche Atmung festgestellt war, der verschiedenen Behandlung ausgesetzt. Partie I wurde während 12 Stunden in Wasser von 19° gelegt, Partie II während der gleichen Zeit in Wasser von 35—38° vorerwärmt. Da nach früheren Beobachtungen die aus dem Wasser herausgenommenen Keime in der ersten Zeit beträchtliche Mengen von Kohlensäure abgeben, besonders die vorerwärmten, wahrscheinlich als Produkt der inneren Atmung beim Verweilen unter Wasser, ließ man bei diesem Versuche sämtliche Keime nach dem Herausnehmen aus dem Wasser und dem Abtrocknen während $1^1/_4$ Stunde in bedeckten Schalen bei 19° stehen. Erst von jetzt an wurde die Atmungsintensität wieder festgestellt und zwar besonders am Anfang in kurzen Terminen.

I. 50 Keime 62,82 g 12 Stunden in Wasser von 19°.
II. 50 „ 60,03 g 12 „ „ „ „ 35—38°.

Datum	Versuchsdauer	Kohlensäureausscheidung pro 100 g und 1 Stunde	
		I	II
	Std.	mg	mg
Vor der Behandlung			
14.—15. November	17	**12,8**	**12,9**
15. „	7	**15,4**	**15,5**
15. „	3	**13,8**	**13,6**
Nach der Behandlung			
16. November	3	**12,9**	**15,6**
16. „	3	**11,3**	**14,2**
16. „	3	**9,3**	**15,4**
16.—17. „	16	**8,2**	**15,1**
17. „	8	**8,7**	**13,6**
17.—18. „	17	**8,4**	**11,6**
18. „	7	**8,7**	**11,5**
18.—19. „	16	**8,1**	**11,1**
19.—21. „	48	**6,9**	**10,0**
21.—22. „	24	**7,2**	**10,7**
22.—23. „	24	**6,7**	**10,3**
23.—24. „	24	**6,5**	**10,2**

Die beiden Partien von Keimen stimmten vor der verschiedenen Vorbehandlung fast vollständig überein; nach der Behandlung mit verschieden warmem Wasser zeigte sich aber ein deutlicher Unterschied, indem die mit warmem Wasser vorbehandelten während der ganzen ca. 8 Tage dauernden Versuchszeit eine beträchtlich höhere Atmungsintensität aufwiesen als die nur bei 19° vorbehandelten.

Die gesamte seit der Behandlung ausgeatmete Kohlensäure betrug bei den vorerwärmten 1301,5 mg, bei den nicht vorerwärmten nur 914,3 mg. Die bei den vorerwärmten und auch bei den nicht vorerwärmten zu beobachtende Abnahme der Atmungsintensität während der Versuchsdauer steht in vollständigem Einklang mit den Befunden bei Kartoffeln, die wir in der ersten Abhandlung mitgeteilt haben, z. B. auf pag. 318, wo die vorerwärmten Kartoffeln selbst 14 Tage nach der Behandlung noch wesentlich stärker atmeten als die nicht vorerwärmten. Ähnlich wie bei den Kartoffeln ist auch bei den Maiblumenkeimen neben der durch das Warmbad verursachten andauernden Erhöhung der Atmungsintensität noch eine vorübergehende, kurzdauernde zu beobachten vom 16. bis 17. November; denn bei den nicht vorerwärmten sinkt die Atmung, die vor der Behandlung 13,8 betrug, auf 12,9, 11,3, 9,3, während sie bei den vorerwärmten von 13,6 auf 15,6, 14,2, 15,4 stieg, eine Erscheinung, die ganz in gleicher Weise auch bei den Kartoffeln zu beobachten war. Wir dürfen daher wohl die Meinung aussprechen, daß jener bei den Kartoffeln beobachtete Einfluß des Vorerwärmens in seiner Mannigfaltigkeit auch Geltung hat für die in treibfähigem Zustand befindlichen Maiblumenkeime.

Die bei beiden Partien von Keimen ganz in gleicher Weise aufgetretene Atmungssteigerung am Tage nach Versuchsbeginn ist auf die durch die starke Verwundung verursachte Reizwirkung zurückzuführen.

Man konnte nun hoffen, von der chemischen Untersuchung dieser zur Atmung benutzten Keime einen weiteren Aufschluß zu erreichen, um so mehr, als man die Ergebnisse mit denjenigen einige Tage vorher der Erde entnommener Keime vergleichen konnte. Die Untersuchung wurde in beiden Fällen in der anfänglich geübten Weise (mit Aufkochen der Keime) vorgenommen und ergab folgendes Resultat:

(s. Tabelle nächste Seite!)

Am deutlichsten tritt uns hier die verschiedene Abnahme des Gesamtzuckers entgegen. Bei den nicht vorerwärmten Keimen beträgt sie 1,23 %, bei den vorerwärmten 2,38 % des Frischgewichtes. Mit

	Gewicht der Keime	In 100 g Frischgewicht		In 100 Keimen	
		Direkt reduzierender Zucker	Gesamtzucker als Invertzucker	Direkt reduzierender Zucker	Gesamtzucker als Invertzucker
	g	g	g	g	g
Nicht vorerwärmt					
Bei Beginn des Versuches . .	62,88	0,27	9,00	0,34	11,33
Nach 10 Tagen Atmung bei 19°	62,82	0,45	7,77	0,57	9,76
Vorerwärmt 12 Std. bei 35—38°					
Bei Beginn des Versuches . .	62,88	0,27	9,00	0,34	11,33
Nach 10 Tagen Atmung bei 19°	60,03	0,25	6,62	0,30	7,94

dieser ungleichen Zuckerabnahme steht nun auch die verschieden starke Atmung der Keime in einem gewissen Einklang. Berechnet man die in der Atmungstabelle angegebenen ausgeschiedenen Kohlensäuremengen in Invertzucker um, so ergibt sich für die nicht vorerwärmten während der ganzen Versuchsdauer ein Zuckerverlust von 0,788 g pro 100 g Keime, bei den vorerwärmten dagegen 1,037 g. Dazu wären nun noch hinzuzurechnen diejenigen Zuckermengen, die während der Behandlung in Wasser veratmet wurden, die aber nicht bestimmt werden konnten. Es wird dadurch die Menge des veratmeten Zuckers bei den nicht vorerwärmten auf etwa 0,93 %, bei den vorerwärmten auf 1,33 % der Frischsubstanz steigen. Da nun diese Größen den Betrag der bei der Analyse direkt festgestellten Zuckerverluste nicht erreichen, so weist dies darauf hin, daß während der Versuchszeit außer der Atmung noch ein weiterer Zuckerverbrauch eingetreten ist, um so mehr, als in der Zeit von 10 Tagen auch eine Neubildung von Zucker aus Stärke und den Glykosiden stattgefunden hat. Man wird in erster Linie an eine Rückbildung von Zucker in diese Verbindungen denken, worauf auch die vorgenommenen Stärkebestimmungen vermittelst Jodreaktion hinweisen.

Versuch 13.

Die starke Zuckerabnahme der Keime während des Warmbades selbst weist ja ohne weiteres auf Zuckerverlust durch gesteigerte Atmung infolge der Einwirkung höherer Temperatur hin. Es schien uns jedoch wünschenswert, hierfür einen direkten Beweis zu erbringen. Da die Atmungsbestimmung innerhalb des warmen Wassers mit allzugroßen Schwierigkeiten verbunden schien, begnügten wir uns damit, die Ein-

wirkung der auf konstant 35° erwärmten Luft festzustellen. Um dies zu erreichen, wurden Mitte Dezember 1911 je 50 in der beschriebenen Weise zugeschnittene Maiblumenkeime in die zu diesen Versuchen benutzten Atmungsgefäße eingeschlossen. Während einiger Tage bestimmte man den Atmungsverlauf bei beiden Partien in einem größeren, auf konstant 20° gehaltenen Raume (Brutraum), dann verblieb die eine Partie in diesem Raume weiterhin, während die andere rasch auf 35° erwärmt und dann konstant auf dieser Temperatur erhalten wurde. Die rasche Erwärmung fand statt durch Eintauchen des Atmungsgefäßes in Wasser von 35°, worauf dann dasselbe in einen Thermostaten zu 35° kam, auf welche Temperatur auch die zugeleitete Luft gebracht wurde. Das Ergebnis war folgendes:

I. 50 Keime 41,85 g; Atmungsgefäß dauernd bei 20°.
II. 50 „ 44,88 g; „ zu Versuchsbeginn bei 20, dann bei 35°.

Datum	Versuchs-dauer	Kohlensäureausscheidung pro 100 g und 1 Stunde	
		I	II
	Std.	mg	mg
		bei 20° C	**bei 20° C**
13.—14. Dezember	16	**12,7**	**12,2**
14. „	8	**16,9**	**15,2**
14.—15. „	24	**16,3**	**15,3**
			bei 35° C
15.—16. „	15	**14,1**	**29,8**
16. „	7	**15,5**	**33,2**
16.—18. „	41	**13,6**	**26,8**

Die während der ganzen Versuchsdauer bei 20° weilenden Keime zeigten nur im Anfang (14. bis 16. Dezember) eine bemerkbare Steigerung der Atmungsintensität, die wir zweifellos als eine Wirkung des Wundreizes betrachten müssen. Die zweite Partie verhielt sich der ersten gleich, solange sie bei 20° weilte. Bei 35° stieg die Atmung dagegen etwa auf das Doppelte. Nehmen wir als Durchschnitt bei dieser Temperatur 30 mg pro Stunde, so würden 100 g Frischsubstanz bei einer Warmbaddauer von 14 Stunden 420 mg Kohlensäure produzieren, was 286,5 mg Zucker, also nahezu 0,3 % der Frischsubstanz entsprechen würde. In Versuch 9 betrug der infolge des Vorerwärmens direkt eingetretene Verlust an direkt reduzierendem Zucker zwar nur

0,14 g, allein es darf nicht übersehen werden, daß während dieser Zeit ja auch Zucker aus anderen Verbindungen entstanden sein wird. Es hat die Menge der durch Inversion infolge Säureeinwirkung entstandenen Zuckers um 0,85 g abgenommen. Eine genaue Übereinstimmung ist aus schon erwähnten Gründen hier nicht zu erwarten.

3. Einwirkung des Vorerwärmens auf das Austreiben der Maiblumenkeime.

Als Hauptaufgabe dieser Untersuchung betrachteten wir eine nähere Erforschung des Zusammenwirkens der chemischen Vorgänge mit den Wachstumsvorgängen, d. h. dem Verbleiben in der Ruheperiode oder Austreten aus derselben. Es wurden deshalb mit den schon beschriebenen Versuchen stets auch solche verbunden, bei denen man eine Auswahl Maiblumenkeime, und zwar vorerwärmte und nicht vorerwärmte, zu treiben versuchte. Zu diesem Behufe bettete man die Keime, ähnlich wie die zur chemischen Untersuchung benutzten, in feuchtes Moos ein und stellte sie in einen Thermostaten zu konstant 25—26°, der von den Gärtnern häufig angewendeten Treibtemperatur. Da das Licht für das Verhalten der bereits im Treiben begriffenen Keime nicht ohne Einfluß ist, wurde beim Thermostaten, wenn die Keime eine gewisse Größe erreicht hatten, die äußere Tür geöffnet und nur der Glasabschluß belassen. Um das Verhalten beim Treiben jeweils mit den festgestellten chemischen Vorgängen in Zusammenhang zu bringen, wurde bei jedem Treibversuch in Klammer auf den die Stoffwechselvorgänge in gleichalterigen Keimen betreffenden Versuch hingewiesen.

Versuch 14 (zu Versuch 1).

Bei den zu diesem am 28. Juli 1910 begonnenen Versuche benutzten Keimen glaubte man am 5. August eine gewisse Verschiedenheit in der Entwicklung wahrnehmen zu können, indem bei den vorerwärmten bei allen Keimen die Knospen etwas länger geworden waren. Auch bei nicht vorerwärmten konnte eine gewisse, jedoch geringere Größenzunahme bemerkt werden, aber nur etwa beim vierten Teil der Knospen, während drei Viertel unverändert waren. Diese Größenzunahme steigerte sich jedoch bei der weiteren Versuchsdauer nicht merklich, so daß selbst am 10. Oktober, also $2^1/_2$ Monate später, nur ein Teil der Knospen eine sichtliche Zunahme erfahren hatte.

Bei den 27 vorerwärmten betrugen die Knospenlängen zusammen 77,2 cm, bei den nicht vorerwärmten nur 59,7 cm, dabei besaßen bei

den vorerwärmten 7 eine Länge von über 3 cm, darunter die längsten 6,5 und 4 cm, und 20 eine solche von 2—3 cm; bei den nicht vorerwärmten besaß nur eine die Länge von 3,1 cm, 16 waren 2—3 cm lang und 10 waren 1,8 oder 1,9 cm lang. Wie sich bei näherer Untersuchung der Knospen herausstellte, handelt es sich hier aber nicht um einen wirklichen Treiberfolg. Die im Innern verborgenen Blütenstand- und Blattanlagen haben sich nicht merkbar vergrößert, sind also nicht aus der Ruheperiode ausgetreten. Das Wachstum beschränkte sich auf die Knospenhüllen, die offenbar ein etwas anderes Verhalten zeigen als die wesentlichen Knospenbestandteile. Immerhin ist auch dieser Einfluß auf die Knospenhüllen nur ein geringfügiger geblieben, da sie bei den späteren Treibversuchen in viel kürzerer Zeit Dimensionen von 10 cm und darüber erreichten.

Versuch 15 (zu Versuch 2).

Hier wurden die Keime nach der Vorbehandlung (12. August 1910) in Moos verpackt in einen Schrank gebracht, wo sie bei einer allmählich von 16—13° sinkenden Temperatur bis zum Oktober verblieben. Hierbei fand fast gar keine Größenveränderung der Knospen statt. Diese waren nämlich schon bei Beginn des Versuches größer als bei Versuch 1, und 2 Monate später betrug die durchschnittliche Länge der Knospen bei den vorerwärmten Keimen 2,9 cm und bei den nicht vorerwärmten 2,5 cm. Bei Beginn dieses Versuches waren auch die inneren Blütenteile etwas weiter entwickelt als bei denen von Versuch 1, diese hatten vor der Entnahme aus dem Garten noch nicht die normale Entwicklung, mit der sie sonst in die Ruheperiode eintreten, erreicht.

Versuch 16 (zu Versuch 3).

Mit Versuch 3, bei dem die chemischen Umsetzungen bei 0° festgestellt wurden, wurde auch ein Treibversuch verbunden, der erkennen lassen sollte, ob die zu jenem Versuch benutzten Keime schon im Stadium der Treibfähigkeit sich befanden. Am 26. August 1910, gleichzeitig wie man Keime ins Eis brachte, wurden andere der Warmwasserbehandlung unterworfen und zwar, wie bei den anderen Treibversuchen, im unverletzten Zustande, d. h. das Rhizom wurde mit allen Wurzeln an der Knospe belassen. 25 Keime wurden ganz erwärmt, d. h. 8 Stunden vollständig in Wasser von 38° untergetaucht, während bei 25 anderen nur das Knospenende ins erwärmte Wasser reichte und 25 weitere nicht vorerwärmt wurden. Alle diese Keime kamen dann,

in Moos verpackt, in Glasschalen in den Schrank im Keller zu 15° C.

Am 13. Oktober, also etwa 7 Wochen später, zeigten die Knospen der ganz vorerwärmten Keime mit Ausnahme von vier eine schwache Größenzunahme zu 2—3 cm. Nur einer hatte sich ausnahmsweise mehr gestreckt, und zwar handelte es sich hier nicht um eine Streckung der Knospenhüllen, sondern um eine Streckung des Blütentriebes, der die Länge von 8½ cm erreichte, dann aber verkümmerte. Bei den Keimen, wo nur die Knospen ins warme Wasser reichten, haben sich diese etwas weniger entwickelt; der längste erreichte nur 3,5 cm, fast ganz unverändert erschienen die nicht vorerwärmten Keime, die längsten Knospen waren 2,7 und 3 cm lang.

Versuch 17 (zu Versuch 4).

Hier ergab der Treibversuch ein deutliches Resultat. Die Keime waren jetzt im Zustande der Treibfähigkeit. Schon 4 Tage nach der am 10. Oktober 1910 stattfindenden Behandlung ließ sich bei einigen Keimen der vorerwärmten Partie eine schwache Streckung oder der Beginn des Öffnens am Scheitel erkennen, was auf eine Vergrößerung der inneren Teile hinwies, während die nicht vorerwärmten sämtlich noch unverändert waren. Deutlicher trat dann die Wirkung des Vorerwärmens nach 9 Tagen des Treibens bei 26° ein. Von den vorerwärmten Keimen hatten sämtliche 27 Keime mit Ausnahme eines einzigen eine beträchtliche Größenzunahme erfahren, die längsten waren 8½, 8, 6, 5½ und 5 cm lang, 10 Keime zwischen 3 und 5 cm, 8 zwischen 2 und 3 cm, bei den nicht vorerwärmten hatte sich keiner merklich verändert. Dies war ebenso der Fall 10 Tage später, zu welcher Zeit bei den vorerwärmten Keimen schon bei 11 Stück die Blütentrauben 10—28 cm lang sichtbar waren. Bei allen diesen fanden sich schon vereinzelte geöffnete Blüten. Bei den weiteren Keimen war die Blütentraube zwar noch nicht sichtbar, aber doch ein deutliches Wachstum zu beobachten. Bei 4 war die Knospe 6—10 cm lang, bei 6 3½—4½, bei 5 Keimen 2½—3½ und nur bei einem Keim hatte sie sich bloß um 2 mm verlängert. Bei diesem Versuche kam also das Warmbad in ganz ausgeprägter Weise zur Wirkung, wenn die Keime sofort zu einer höheren Treibtemperatur (26°) gebracht wurden (Fig. 1).

Es wurden nun zunächst Keime, die am 10. Oktober in gleicher Weise wie die vorigen behandelt worden waren, für einige Zeit in einen kühlen Raum gebracht, um sie erst später bei höherer Temperatur (26°)

zu treiben. So konnte festgestellt werden, ob der Einfluß des Warmbades für längere Zeit gewissermaßen latent in den Keimen erhalten bleibt. Die Keime kamen nach der Behandlung in Wasser in den Kellerschrank zu 14° C. Da während der nächsten 4 Wochen bis zum 8. November sowohl bei den 50 vorerwärmten als den 50 nicht vorerwärmten Keimen kein Wachstum zu beobachten war, brachte man an diesem Tage alle Keime in Moos in den Thermostaten zu 26° C. Trotzdem war am 22. November noch kein Wachstum nachweisbar, und erst am 30. November beobachtete man bei den vorerwärmten

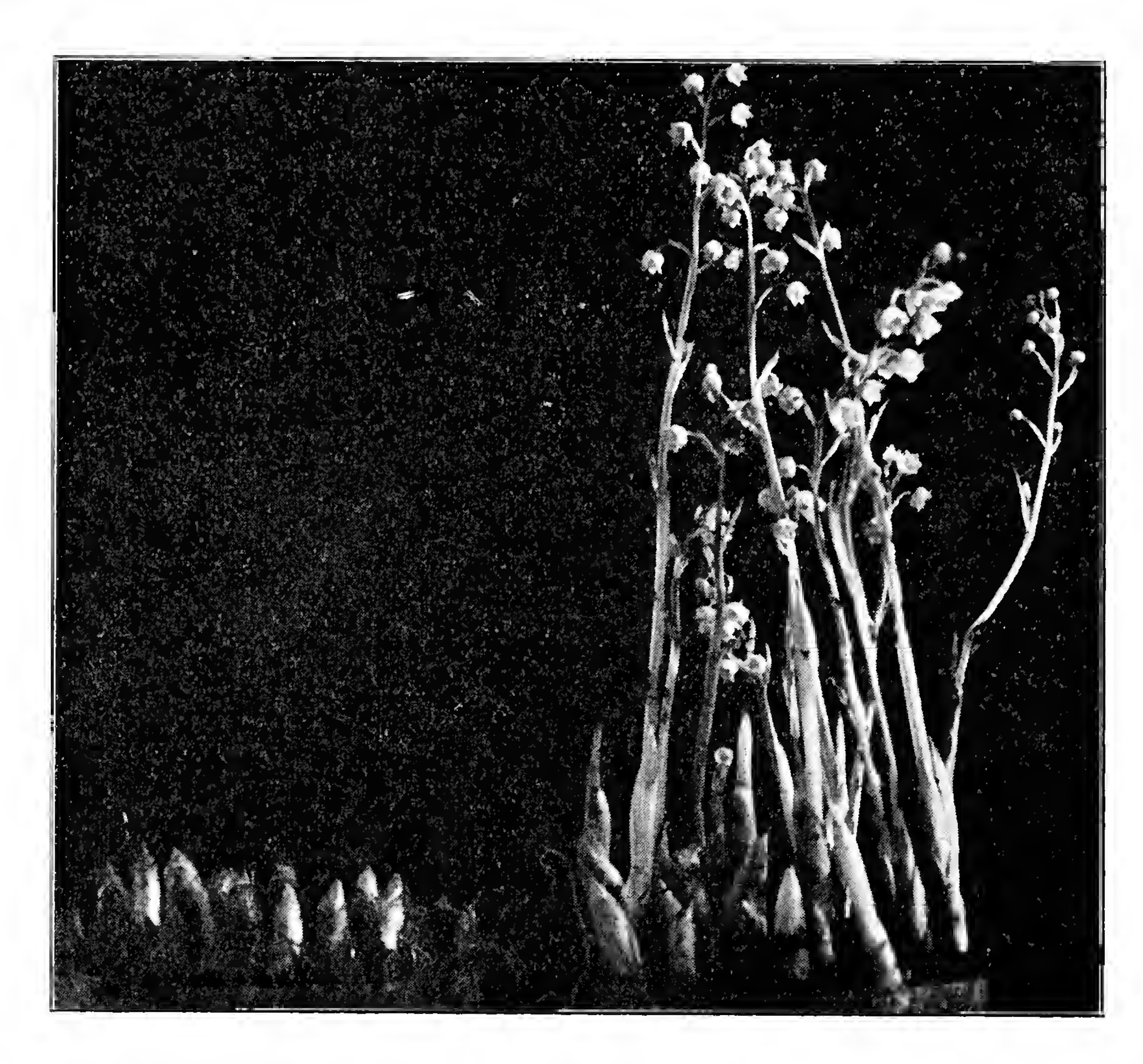


Fig. 1. Treibversuch mit Maiblumenkeimen. Links ohne, rechts mit Warmbad. Versuchsbeginn 10. Oktober 1910, photographiert nach 19 Tagen.

und nicht vorerwärmten je zwei in Streckung begriffene Knospen. Bis zum 8. Dezember fand dann doch noch bei einer Anzahl weiterer Keime eine Streckung statt, jedoch bei den vorerwärmten und nicht vorerwärmten gleichviel, je 15. Bei den ersteren hatten sich bei dreien Blütentrauben, jedoch nur verkürzte, gebildet, bei den nicht vorerwärmten dagegen bei fünf normale Blütenstände. Der Gesundheitszustand der Keime gestattete eine weitere Ausdehnung des Versuches nicht, dieser ließ übrigens deutlich genug erkennen, daß die günstige Wirkung des Warmbades auf das Treiben nach längerem Aufenthalt

im kühleren Raum nicht mehr zur Geltung kam. Bei sofortigem Treiben bei 26° stand am 21. Tage ein großer Teil der vorerwärmten Keime in schönster Blüte und die anderen waren weit vorgeschritten, während nach dem vierwöchentlichen Verweilen bei 14° eine 21tägige Einwirkung von 26° auch auf die gebadeten Keime fast wirkungslos blieb. Daß die Wirkung des Warmbades beim Verweilen im kühlen Raume verloren ging, erhellt ferner aus dem dann eintretenden gleichen Verhalten der vorerwärmten und nicht vorerwärmten Keime. Hiernach scheinen sich die Maiblumenkeime anders zu verhalten, als dies Molisch[1]) von verschiedenen Gehölzen angibt, die, wenn man sie nach dem Bade ins Freie bringt und der gewöhnlichen Temperatur des Nachherbstes oder Winters während 1—6 Wochen aussetzt, sich dann beim Treiben im großen ganzen so verhalten, wie sie sich verhalten hätten, wenn man sie unmittelbar nach dem Bade ins Warmhaus gestellt hätte.

Versuch 18 (zu Versuch 5).

Gleichzeitig mit den zu Versuch 5 verwendeten und dann chemisch untersuchten Keimen wurden am 18. Dezember 1911 auch je 25 bei 35° C durch 12 Stunden vorerwärmte, 25 nicht vorerwärmte und endlich 25 durch 10 Tage bei 0° gelagerte und nicht vorerwärmte Keime in den warmen Treibraum von 26° gestellt. Am 10. Tage nach dem Einbringen in den Treibraum zeigten die beiden nicht gebadeten Partien noch kein ersichtliches Wachstum, während die Knospen der gebadeten etwa 5 cm verlängert waren. Am 16. Tage nach dem Einbringen haben alle Keime ausgetrieben und bieten nun das in umstehendem Bilde (Fig. 2) dargestellte Aussehen. Am 19. Tage beginnen bei den warm gebadeten Maiblumen einige Blüten sich zu öffnen, bei den auf 0° abgekühlten haben sich die Blütentrauben hervorgestreckt, durchschnittliche Länge 11 cm, die Einzelblüten sind noch geschlossen. Bei den nicht vorbehandelten Keimen beginnen zwei zu blühen, alle anderen sind weit zurück, die Blütentrauben noch nicht sichtbar. Durchschnittliche Länge der Knospen 7 cm.

Am 23. Tage befinden sich die warm gebadeten in voller Blüte mit vielen gut ausgebildeten Laubblättern, bei dreien entwickelt sich der Blütensproß nicht richtig, sie bleiben sitzen. Die bei 0° aufbewahrt gewesenen sind zwar gegen die vorerwärmten noch etwas zurück, sie

---

1) Molisch, Das Warmbad als Mittel zum Treiben der Pflanzen, pag. 21. Jena 1909.

zeigen nun aber alle 1—6 offene Blüten, die Entwicklung ist eine vollständig gleichmäßige, alle entwickeln ihren Blütenstand vollständig. Die Laubblätter sind bei diesen Keimen etwas in der Entwicklung zurück und werden voraussichtlich erst nach der Blüte zu voller Entwicklung gelangen. Die nicht vorbehandelten stehen im Wachstum noch bedeutend zurück, sie sind auch bedeutend ungleichmäßiger entwickelt, die Blüten sind mit wenigen Ausnahmen noch alle geschlossen; einige Keime haben überhaupt nicht ausgetrieben.

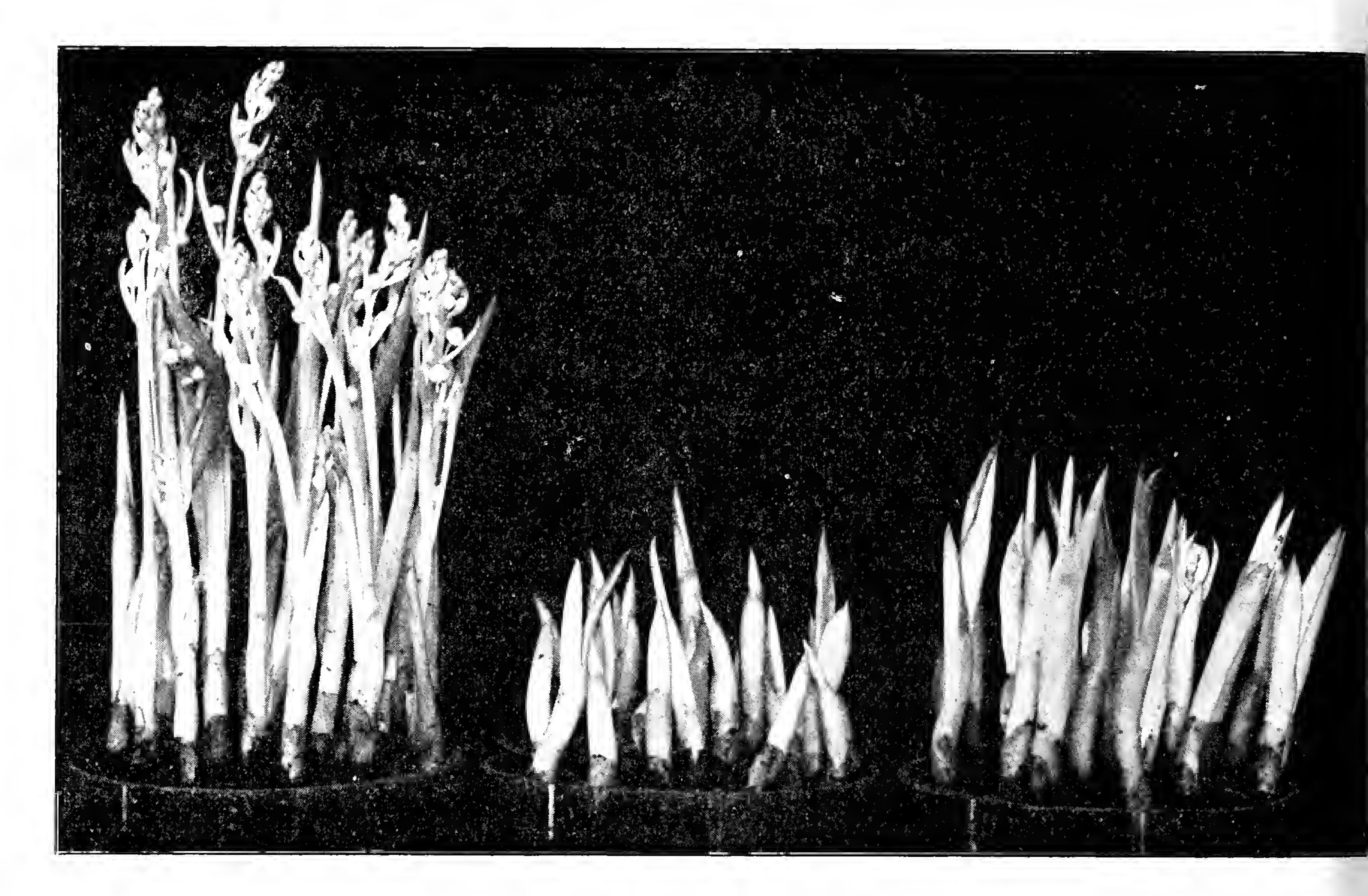


Fig. 2. Treibversuch mit Maiblumenkeimen. Links mit Warmbad, die mittlere Gruppe ohne Vorbehandlung, rechts vorher 10 Tage bei 0°. Versuchsbeginn 18. Dezember 1911, photographiert nach 15 Tagen.

Besonderes Interesse scheint uns das Verhalten der während 10 Tagen bei 0° aufbewahrten Keime zu bieten und zwar einmal deswegen, weil sie den nicht vorbehandelten beim Treiben sichtlich voraneilten, wenn auch nicht in gleichem Grade wie die vorerwärmten, und sodann, weil sie diese letzteren in der Gleichmäßigkeit des Austreibens übertrafen.

Schon beim Einfluß des Vorerwärmens auf die chemische Beschaffenheit (Versuch 5) zeigte sich das abweichende Verhalten der im Sommer 1911 gewachsenen Keime von den im nassen Sommer 1910

entwickelten. Wie nicht anders zu erwarten, machte sich dieser Unterschied auch beim Treiben geltend. In dem Treibversuch 20 waren Mitte Dezember die Keime aus der Ruheperiode herausgetreten, während sie bei diesem mit 1911er Keimen angestellten Versuche durch das Warmbad noch eine bedeutende Förderung erfuhren.

Versuch 19 (zu Versuch 7).

Als Parallelversuch wurde auch am 8. November 1910 nach der Behandlung im Wasser eine Anzahl Keime bei 26° weitergetrieben und eine Anzahl anderer zur Beobachtung des Wachstums in einen Raum von 10° gebracht. Von den ersteren wurden am 8. November 35 Stück während 12 Stunden in Wasser von 38° vorerwärmt und die gleiche Anzahl während dieser Zeit in Wasser von Zimmertemperatur gelegt. Für die Beobachtungen bei 10° behandelte man je 15 Exemplare in ebensolcher Weise. Von den bei 26° in Moos aufgestellten Keimen zeigten die vorerwärmten schon nach 4 Tagen deutliche Anzeichen der Streckung, die nicht vorerwärmten waren dagegen zu dieser Zeit noch unverändert. Am 12. Tage (20. November) streckte die Hälfte der vorerwärmten Keime die Blütentrauben hervor, während die nicht vorerwärmten immer noch keine Streckung zeigten. Am 15. Tage beobachtete man schon an zwei vorerwärmten Pflanzen die ersten geöffneten Blüten. Von den nicht vorerwärmten zeigten zwei die ersten Anzeichen der Streckung. Am 20. Tage haben alle 35 vorerwärmten Keime getrieben (Fig. 3), nur fünf haben die Blütenrispen noch nicht hervorgestreckt, bei drei waren die Knospen 6—8 cm, bei zweien 5 cm lang. Die längste Blütentraube besitzt jetzt eine Länge von 21 cm. Die Blütenstände sind im allgemeinen etwas zu kurz geblieben, nicht ganz so gut entwickelt wie bei Versuch 17. Da bei beiden Versuchen die gleiche Temperatur zum Vorerwärmen benutzt wurde, ist diese Erscheinung, die wir als Anzeichen einer Schädigung auffassen müssen, wohl darauf zurückzuführen, daß diese etwas hohe Temperatur von 38° bei dem vorgerückteren Stadium der Ruheperiode schon eher auch nachteilig wirken kann als einen Monat früher. Nicht ausgeschlossen ist, daß dabei auch die längere Dauer des Warmbades (12 statt 8 Stunden) in dieser Hinsicht von Einfluß war. Gegenüber den im Oktober bei 26° getriebenen Keimen (Versuch 17) zeigten die im November getriebenen noch einen andern Unterschied. Es wurden nämlich von den Keimen des letzteren Versuches zahlreiche Laubblätter entwickelt, wogegen die Laubblattentwicklung beim Treiben im Oktober ganz zurücktrat, ja fast ausblieb. Es ist dies eine Differenz von großem physiologischem In-

teresse. Übrigens kann man auch bei anderen Versuchspflanzen beobachten, daß Blatt- und Blütenanlagen durch das Warmbad verschieden beeinflußt werden können. Bei Versuch 17 (Fig. 1) scheinen die Convallaria-Blattanlagen für das Wachstum beim Treiben noch nicht bereit gewesen zu sein, wohl aber die Blütenanlagen.

In den 20 Tagen vom 8. bis 28. November haben am Ende auch die nicht vorerwärmten Keime zu treiben begonnen, doch von den 35 Stück nur 8. Davon beginnen die zwei größeren die Blütentrauben hervorzustrecken, die Blüten selbst bleiben aber dauernd geschlossen

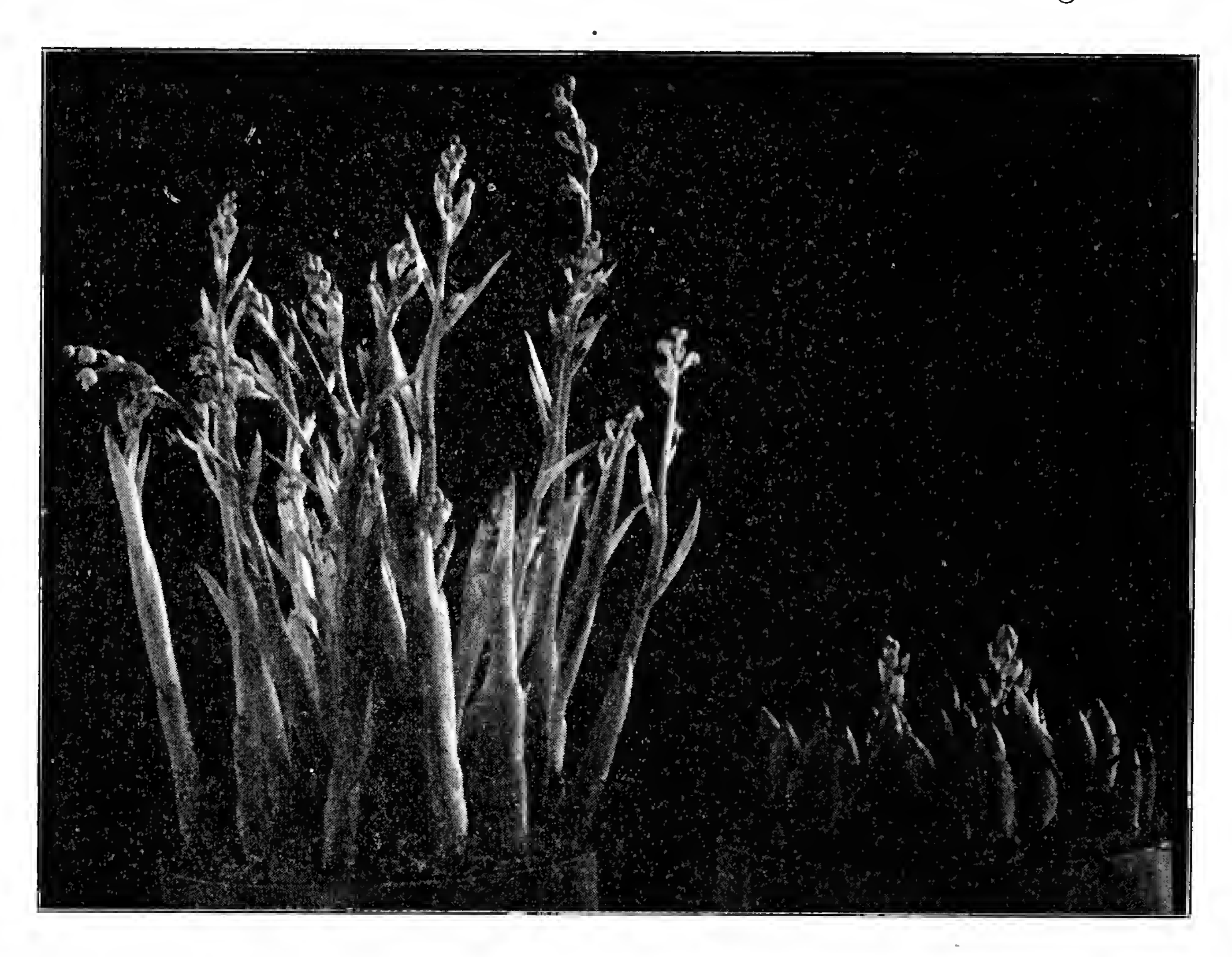


Fig. 3. Treibversuch mit Maiblumenkeimen. Links mit, rechts ohne Warmbad. Versuchsbeginn 8. November 1910, photographiert nach 20 Tagen.

und verkümmern; überhaupt ist auch die weitere Entwicklung dieser nicht vorerwärmten Keime unbefriedigend.

Noch möge hier kurz angeschlossen sein, daß von den zu 10° gebrachten Keimen weder die vorerwärmten, noch die nicht vorerwärmten zum Austreiben kamen.

Versuch 20 (zu Versuch 10).

In gleicher Weise wie zur chemischen Untersuchung wurden am 29. November 1910 auch zum Studium des Treibens 50 Keime 8 Stunden in Wasser von 38° vorerwärmt und weitere 50 während der gleichen

Zeit in Wasser von Zimmertemperatur liegen gelassen. Von jeder Partie wurden nach dieser Behandlung je 25 bei 27° weitergetrieben und je 25 Stück bei 18°.

Von den bei 27° getriebenen keimten zuerst die vorerwärmten, aber etwas langsamer als beim vorigen Versuche, denn nach 8 Tagen zeigten erst zwei Keime eine deutliche Streckung. Am 11. Tage hatten dann von den vorerwärmten Keimen allerdings alle bis auf ein Exemplar ausgetrieben, darunter waren acht Knospen schon länger als 8 cm und es zeigte sich jetzt schon eine verhältnismäßig starke Entwicklung



Fig. 4. Treibversuch mit Maiblumenkeimen. Links ohne, rechts mit Warmbad. Versuchsbeginn 29. November 1910, photographiert nach 17 Tagen.

der Blätter. Bei den nicht vorerwärmten blieb ein großer Prozentsatz, nämlich 10 Stück, im Wachstum noch zurück, 15 Stück hatten ausgetrieben, die längste Knospe war jetzt 6 cm lang. Im Gegensatz zu den vorerwärmten kamen hier zuerst die Blütentrauben zum Vorschein.

Auch am 16. Dezember, also 17 Tage nach Beginn des Treibens, bestand noch dieses eigentümliche Verhältnis zwischen Blüten- und Blattentwicklung. Bei den vorerwärmten überragten die Blätter in der Regel die in der Entwicklung noch zurückstehende Blütentraube, bei

den nicht vorerwärmten waren die Blätter noch so wenig entwickelt, daß die bei einigen Exemplaren bis 23 cm hohen Blütenstände fast kahl dastanden (Fig. 4). Das Vorerwärmen hatte in diesem Falle nicht mehr die gleiche Wirkung wie am 8. November oder gar am 10. Oktober, die nicht vorerwärmten sind nicht in gleicher Weise in ihrer Entwicklung zurückgeblieben, sie haben ohne Ausnahme und fast eben so weit ausgetrieben, allein die Entwicklung ist eine andere. Das mangelhafte Wachstum der Blätter und die unbefriedigende Ausbildung der Einzelblüten gibt diesen Pflanzen ein anormales Aussehen.

Bei den zu 18° gebrachten Keimen war die Entwicklung naturgemäß eine langsamere. Am 8. Dezember war noch kein Wachstum bemerkbar, am 10. Dezember dagegen hatten sich die Knospen von vier der vorerwärmten Keime um ½ cm gestreckt, während bei den nicht vorerwärmten auch jetzt noch keine Streckung wahrzunehmen war. Am 16. Dezember waren von den vorerwärmten 12 in Streckung begriffen, von den nicht vorerwärmten erst drei.

Gegenüber den bei hoher Temperatur (26°) getriebenen tritt bei den bei 18° gewachsenen der Unterschied in der Schnelligkeit der Entwicklung zwischen vorerwärmten und nicht vorerwärmten Keimen eher etwas deutlicher hervor, die Weiterentwicklung der Keime ist aber bei dieser Temperatur eine ganz unbefriedigende.

Versuch 21.

Als praktischer Erfolg des Vorerwärmens wird gelegentlich auch erwähnt, daß das Treiben nachher bei tieferer Temperatur vorgenommen werden könne. Mag dies vielleicht für einzelne bei uns wild wachsende Gesträuche Gültigkeit haben, so trifft es dagegen nicht zu für Maiblumenkeime, wie zur Ergänzung des schon angeführten auch noch das Resultat dieses Versuches zeigen mag.

50 Maiblumenkeime wurden am 27. November 1911 während 8 Stunden in Wasser von 32° vorerwärmt und eine zweite Partie von Keimen in Wasser von 20° gebracht; nachher wurden die Keime in üblicher Weise in Moos eingesetzt und in ein Gewächshaus gebracht, dessen Temperatur in der folgenden Zeit zwischen 15 und 20° C schwankte. Am 18. Dezember ließen die nicht vorerwärmten Keime noch kein Wachstum erkennen, während bei den vorerwärmten sieben Keime ihre Knospen um 2—5 cm verlängert hatten. Am 6. Januar, also 40 Tage nach Beginn des Versuches, waren bei den nicht vorerwärmten sechs Keime um 1—2 cm verlängert, während die übrigen

kein oder nur geringes Wachstum zeigten. Bei den vorerwärmten sind jetzt zwei Pflanzen in blühendem Zustande, eine beginnt die Blüten zu öffnen, fünf sind um 1—4 cm verlängert, fünf weitere um weniger als 1 cm verlängert und die übrigen nahezu unverändert. Das Treiben unter 20° hat also sowohl bei den vorerwärmten als auch bei den nicht vorerwärmten Maiblumenkeimen ein durchaus unbefriedigendes Resultat ergeben, wenn auch das Warmbad nicht ganz ohne Einfluß blieb.

Das vorzügliche Resultat des Wasserbades, das in Fig. 2 dargestellt ist, wurde mit Keimen ganz der gleichen Herkunft und Beschaffenheit erzielt, die Zeitdifferenz von 3 Wochen kann den Unterschied nicht erklären und wir müssen das ungünstige Treibresultat des vorliegenden Versuches der niederen Treibtemperatur zuschreiben. Will man bei im Ruhezustand befindlichen Maiblumenkeimen ein gutes Resultat erzielen, so muß also mit dem Warmbad auch noch eine hohe nachfolgende Treibtemperatur verbunden werden.

Das gleiche ungünstige Treibresultat ergab auch ein Versuch, der in ähnlicher Weise wie vorstehender, aber 8 Tage später ausgeführt wurde, also nur 14 Tage vor dem soeben erwähnten Versuch 18 mit gleich beschaffenen Keimen, bei dem eine Treibtemperatur von 26° so gute Resultate ergeben hatte.

B. Einfluß des Vorerwärmens auf die Knospen von Flieder.

Wenn auch die Verfolgung der beim Treiben stattfindenden Stoffwechselvorgänge mittelst makrochemischer Methoden bei Kartoffeln und Convallaria-Keimen nicht so scharf entscheidende Resultate ergaben, wie wir erwarteten, so versuchten wir dennoch, auf gleichem Wege dem Austreiben einer anderen zum künstlichen Treiben benutzten Pflanze, nämlich des Flieders, näherzutreten. Wir benutzten dazu 10 zum Treiben vorbereitete Topfbäumchen der Sorte Charles X und stellten damit Versuche über den Einfluß des Warmbades an.

Versuch 22.

Zunächst wurden am 3. Dezember 1910 von fünf Bäumchen zwei mit den Kronen während 8 Stunden in Wasser von 35° C getaucht, zwei andere gleich beschaffene dagegen nicht. Bei einem fünften Bäumchen wurde die Hälfte der Krone ins Warmbad gesteckt, während die andere Hälfte außerhalb desselben blieb. Nachher kamen alle fünf Bäumchen in einen Treibraum, dessen Temperatur zwischen 20 und 26° C

schwankte. Um den Einfluß, den das Warmbad als solches auf die chemischen Umsetzungen ausübt und wodurch es vielleicht den Anstoß zu rascherer Entwicklung geben kann, festzustellen, durfte man mit der chemischen Untersuchung der Knospen nicht allzulange warten. Es wurden daher am 6. Dezember, also 3 Tage nach dem Warmbad, die Blütenknospen gesammelt, der Länge nach durchschnitten und mit etwas Wasser übergossen in ein mit Glasstöpsel versehenes verschlossenes Standglas verbracht. Dieses Glas umgab man dann mit einer Kältemischung, deren Temperatur auf etwa —22° C sank. Es war beabsichtigt, durch dieses Vorgehen die Zellen der Knospen abzutöten und dadurch ein vollständiges Ausziehen des Zuckers zu ermöglichen. Obgleich die beiden Gläser mit den vorerwärmten und nicht vorerwärmten Knospen während der ganzen Nacht in der Kältemischung verblieben, hegen wir doch Zweifel, daß die Zellgewebe vollständig erfroren waren. Da wir zu dieser Zeit Eis zur Verfügung hatten, so wurde dieser Methode des Erfrierens vor dem Abtöten durch Hitze der Vorzug gegeben, weil dabei doch weniger das Eintreten chemischer Umsetzungen zu befürchten ist. Hernach wurden ähnlich wie bei den Keimen von Maiblumen auch diese Fliederknospen mittelst ausgeglühtem Sande zerrieben und mit Wasser gründlich ausgezogen. Ebenso fand die Zuckerbestimmung in der dort angedeuteten Weise statt. Das Ergebnis der chemischen Untersuchung ist in folgender Tabelle enthalten.

	Gewicht der Knospen	In 100 g Frischgewicht		In 100 Keimen	
		Direkt reduzierender Zucker	Gesamtzucker als Invertzucker	Direkt reduzierender Zucker	Gesamtzucker als Invertzucker
Bei Beginn des Versuches	g	g	g	g	g
Aus dem Freien sofort untersucht	70 St. = 8,29 100 „ = 11,84	2,56	5,41	0,30	0,64
Nicht vorerwärmt					
Nach 3 Tagen b. 20—26°	80 St. = 10,42 100 „ = 13,03	2,73	5,36	0,36	0,70
Vorerwärmt 8 Std. bei 35°					
Nach 1 Tag bei 20—26°	70 St. = 8,44 100 „ = 12,06	1,57	4,39	0,19	0,53
„ 3 Tagen b. 20—26°	80 St. = 11,05 100 „ = 13,81	1,89	3,25	0,26	0,45

Um die ursprüngliche Beschaffenheit der Knospen vor der Warmwasserbehandlung festzustellen, wurden am 7. Dezember noch die Knospen von zwei Bäumchen untersucht, die bis dahin im Freien standen und ihre chemische Beschaffenheit in dieser kurzen Frist nicht wesentlich geändert haben konnten. Auch wurden an diesem Tage weitere zwei Bäumchen bei 35° vorerwärmt und die Knospen schon nach einem Tag Aufenthalt im Treibraum in der beschriebenen Weise untersucht. Das 10. der Versuchsbäumchen, das nur zur Hälfte dem Warmwassereinfluß ausgesetzt wurde, diente, wie schon das fünfte, zu Beobachtungen über das Austreiben.

Der Gehalt an direkt reduzierendem Zucker wurde durch den dreitägigen Aufenthalt im Treibraum ohne Vorerwärmen nicht wesentlich beeinflußt; er ist sogar etwas beträchtlicher als bei dem direkt aus dem Freien untersuchten. Jedenfalls hat man es aber nicht mit einer Abnahme an direkt reduzierendem Zucker zu tun. Es ist dies auch begreiflich, da die Knospen der nicht vorerwärmten Bäumchen in den 3 Tagen keine weitere Entwicklung, also auch keinen bedeutenderen Zuckerverbrauch, zeigten. Auch der Gesamtzucker ist bei diesen Bäumchen nicht erheblich vermindert. Ganz anders verhalten sich die Knospen der vorerwärmten Bäumchen. Schon einen Tag nach dem Vorerwärmen zeigte sich eine bedeutende Abnahme des direkt reduzierenden Zuckers, während die Substanzen, die erst bei der Säureeinwirkung solchen Zucker liefern, noch unverändert waren. 3 Tage nach dem Vorerwärmen haben aber auch diese Stoffe eine Abnahme erlitten, es scheint, daß sie erst angegriffen werden, nachdem der direkt reduzierende Zucker zum Teil verbraucht ist. Vergleicht man diese Knospen mit denen der nicht vorerwärmten, aber ebenfalls während 3 Tagen getriebenen Bäumchen, so erkennt man den ganz bedeutenden Einfluß des Vorerwärmens. Dieses hat offenbar den Anstoß zu energischen Umsetzungen gegeben, die dann beim Aufenthalt bei 20—26° zu diesen beträchtlichen Zuckerabnahmen führten, während bei den nicht vorerwärmten Knospen, wo dieser Anstoß fehlte, bei der gleichen günstigen Treibtemperatur in den 3 Tagen keine Zuckerabnahme stattfand. An dieser Stelle möge auch auf das Verhalten der Maiblumenkeime in Versuch 10 hingewiesen sein, wo die allerdings dem Ende der Ruheperiode genäherten vorerwärmten und nicht vorerwärmten Keime einen ähnlichen Unterschied im Zuckergehalt zeigten.

Dem verschiedenen chemischen Verhalten entsprechend, zeigten die vorerwärmten und nicht vorerwärmten Knospen auch bezüglich des Austreibens Unterschiede; die vorerwärmten begannen sichtlich früher

zu wachsen und erst, als bei ihnen die Blütenrispen etwa 2—3 cm über die Knospen herausragten, konnte man bei den nicht vorerwärmten Knospen das erste Anschwellen deutlich wahrnehmen. Ende Dezember waren bei beiden Versuchspartien reichlich ausgebildete Blüten vorhanden, immerhin bei den vorerwärmten in besserer Entwicklung und namentlich trat auch ein Unterschied in der Belaubung hervor, indem bei den vorerwärmten weitaus mehr Blätter zu guter Entwicklung gelangt waren.

C. Einfluß des Vorerwärmens auf die Knospen von Aesculus.

Versuch 23.

Nachdem die Versuche mit Kartoffeln und Maiblumen eine Steigerung der Atmung ergeben hatten, erschien es uns von Interesse, auch ein Gehölz nach dieser Richtung zu untersuchen; wir wählten dafür Aesculus Hippocastanum. Zu diesem Behufe wurden am 24. November 1911 100 Triebe von Roßkastanienbäumen entnommen und die Endknospen an der Basis der untersten Deckschuppe durch einen scharfen Schnitt vom Holze getrennt. Die möglichst kräftig ausgewählten Knospen brachte man zunächst in Atmungsgefäße und beobachtete die Atmungsintensität während eines Tages bei 20°. Dann kamen beide Partien während 14 Stunden in Wasser, und zwar I in Wasser von 20° und II in Wasser von 38°. Nach Verfluß dieser Zeit brachte man die warmgebadeten Knospen, um sie möglichst rasch auf 20° abzukühlen, noch während einer halben Stunde in Wasser von Zimmertemperatur und dann kamen beide Knospenpartien wieder in die bei 20° aufgestellten Atmungsgefäße.

I. 50 Roßkastanienendknospen 131,05 g; 14 Std. in Wasser von 20° C.
II. 50 „ 131,17 g; 14 „ „ „ „ 38° C.

(s. Tabelle nächste Seite!)

Die Atmungsbestimmungen vor der Wasserbehandlung ergaben eine ziemliche Übereinstimmung der beiden Knospenpartien, es wurde dann absichtlich die etwas schwächer atmende zur Behandlung im Warmbad bestimmt. Trotzdem zeigten diese Knospen nach der Behandlung eine deutlich größere Atmungsintensität als die nur im Wasserbad von 20° behandelten; während der auf die Behandlung folgenden 6 Tage betrug die gesamte Kohlensäureentwicklung bei den warmgebadeten pro 100 g Frischsubstanz 1,720 g Kohlensäure, bei den anderen nur 1,445 g.

Datum	Versuchs-dauer	Kohlensäureausscheidung pro 100 g und 1 Stunde	
		I	II
	Std.	mg	mg
Vor der Behandlung			
24.—25. November	15	**16,6**	**16,2**
25. „	3¼	**17,3**	**17,0**
25. „	3	**19,7**	**18,4**
25. „	3	**23,1**	**22,0**
Nach der Behandlung			
26. November	2	**21,2**	**24,8**
26. „	4	**16,9**	**17,3**
26. „	2	**16,9**	**14,2**
26.—27. „	15	**13,7**	**13,6**
27. „	2½	**12,1**	**14,2**
27.—28. „	21	**11,9**	**14,3**
28. „	7	**10,7**	**13,7**
28.—29. „	17	**10,1**	**13,2**
29. „	8½	**8,7**	**11,4**
29.—30. „	16½	**8,4**	**11,0**
30. November — 1. Dezember	23	**7,7**	**9,8**
1.—2. „	24	**7,5**	**8,7**

Es hat sich also auch bei diesen Knospen, ähnlich wie wir dies bei Maiblumen und Kartoffeln nachgewiesen, als eine Folge der vorübergehenden Erwärmung eine Steigerung der Atmungsintensität, und zwar eine längere Zeit dauernde, herausgestellt.

Die in diesem Versuche bei beiden Partien zutage tretende Atmungssteigerung vor der Behandlung ist als eine Folge des Wundreizes aufzufassen, es sei in dieser Beziehung auf die Diskussion früherer Versuche hingewiesen. Das eigentliche Resultat des vorstehenden Versuches wurde durch diese Erscheinung natürlich nicht beeinflußt.

Es erschien nun von Bedeutung, festzustellen, ob die Knospen von Aesculus sich zu dieser Zeit wirklich in einem Zustande der Ruhe befanden, in dem sie sich treiben ließen und ob das angewendete Warmbad von 38° in 14 Stunden ausreichte, ein Treibresultat zu erzielen. Es wurden daher gleichzeitig mit den Knospen am 25. November auch ca. 40 cm lange Zweigstücke in Wasser von 20 und 38° während 14 Stunden gebracht, hernach kamen diese Zweige, mit dem unteren Teil in Wasser gestellt, in ein Gewächshaus, dessen Temperatur zwischen 15 und 20° schwankte.

Am 18. Dezember zeigten die warmgebadeten Zweige schon Wachstumserscheinungen, einzelne der Endknospen waren deutlich ange-

schwollen, zum Teil kamen grüne Stellen der Schuppen zum Vorschein, mehrere Seitenknospen waren schon etwas weiter entwickelt, 1—2 cm verlängert. Die Knospen der nicht warmgebadeten Zweige waren noch unverändert. Schon am 21. Dezember war der Unterschied noch deutlicher und am 28. wurden je drei Zweige photographiert, untenstehendes Bild (Fig. 5) zeigt die Entwicklung der warmgebadeten Knospen deutlicher als dies Worte vermögen. Die nicht warmgebadeten waren zu dieser Zeit noch unverändert. Unter den warmgebadeten zeigte die Endknospe an einem Zweig ein ausnahmsweises Verhalten, wohl kam sie bis zu diesem Zeitpunkt zu einem gewissen Anschwellen, nicht aber zum Austreiben. Die eine Seitenknospe neben der Endknospe war abgebrochen, und es scheint dieser Umstand hemmend auf die Entwicklung der Endknospe eingewirkt zu haben, immerhin kam sie später doch auch noch zum Austrieb; ihr anfängliches Zurückbleiben hat aber wohl günstig auf das Austreiben der tieferstehenden Seitenknospen gewirkt.

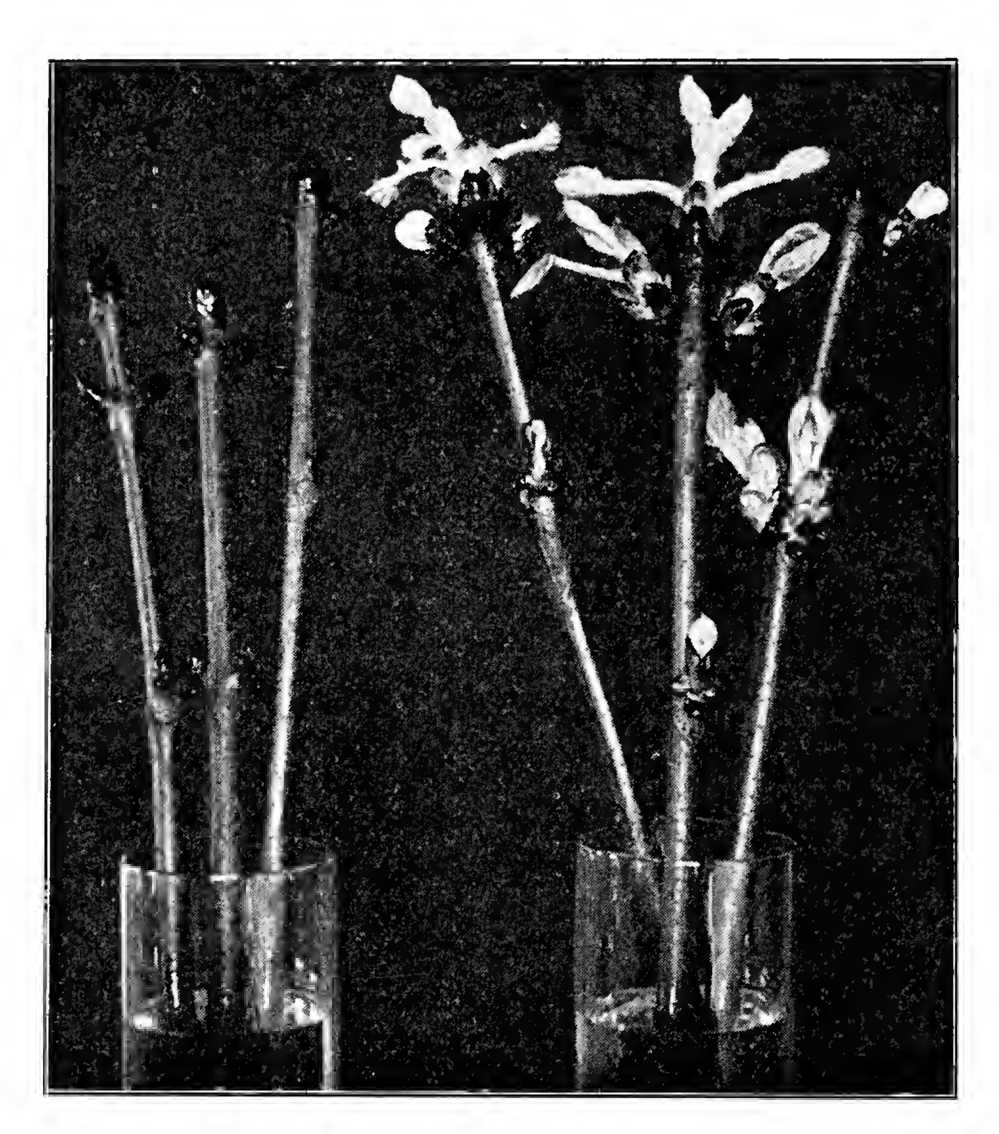


Fig. 5. Treibversuch mit Roßkastanienzweigen. Links ohne, rechts mit Warmbad. Versuchsbeginn 25. November 1911, photographiert nach 33 Tagen.

Am 6. Januar fangen auch die Endknospen der nicht gebadeten Zweige an, auszutreiben, sie sind jetzt um ½ bis 3 cm verlängert, ebenso sind die Seitenknospen in Streckung begriffen. Bei den gebadeten finden sich zu dieser Zeit zahlreiche grüne Blätter völlig geöffnet, eine richtige Weiterentwicklung der Blütenknospen konnte aber, wie es scheint, nicht eintreten; es mag wohl hierzu an den organischen Baustoffen, die eben nur in beschränktem Maße zur Verfügung standen, vielleicht auch an ausreichender Wasserzufuhr gefehlt haben, obgleich die Schnittflächen der Zweige von Zeit zu Zeit erneuert wurden.

Am 18. Januar waren auch bei den nicht vorerwärmten Zweigen alle End- und Seitenknospen geöffnet, zahlreiche Blätter entfaltet, ungefähr wie bei den warmgebadeten am 28. Dezember, als die Zweige photographiert wurden. Die durch das Warmbad erzielte Beschleunigung im Austreiben betrug also etwa 3 Wochen.

Versuch 24.

Da bei Versuch 23 nicht nur die warmgebadeten Zweige, sondern auch die nicht vorerwärmten sich während der Vorbehandlung in Wasser befanden und man schon aus diesem Grunde den Treiberfolg des Warmbades nicht wohl dem Aufenthalt in Wasser, sondern wenigstens in der Hauptsache der Einwirkung der Wärme zuschreiben konnte, sollte doch noch durch einen direkten Versuch entschieden werden, ob durch die Einwirkung des Vorerwärmens allein, ohne Einfluß des Wassers, ein gleichartiger Erfolg zu erzielen sei. Es wurden daher am 26. Dezember 1911 von 12 ziemlich gleich beschaffenen Roßkastanientrieben vier während 14 Stunden in Wasser von 38° getaucht, vier weitere während der gleichen Zeit in Luft von 38° gebracht, während die letzten vier unterdessen in Luft von 20° weilten; die während der Vorbehandlung in Luft weilenden Zweige waren, um ein Austrocknen zu verhindern, mit der Schnittfläche in Wasser gestellt. Am 6. Januar erschienen noch alle Knospen unverändert, am 12. Januar zeigten nur zwei Endknospen der warmgebadeten Zweige eine deutliche Verlängerung um je 1 cm. Am 18. Januar waren die Knospen an den nicht vorerwärmten Zweigen noch völlig unverändert, während bei den vorerwärmten, und zwar sowohl bei den in Wasser und Luft vorerwärmten, bei den meisten Trieben eine deutliche Weiterentwicklung stattgefunden hatte, bei je zwei Schossen waren bei den Endknospen und Seitenknospen schon die Hüllblätter zurückgeschlagen und bei einem weiteren Zweig konnte eine deutliche Streckung wahrgenommen werden. Bei den in Wasser vorerwärmten ist die Entwicklung noch ein wenig weiter fortgeschritten als bei den mit warmer Luft behandelten. Bei jeder dieser Abteilungen zeigt übrigens ein Zweig ein individuelles Abweichen, indem die Endknospen wohl angeschwollen, aber nicht ausgetrieben waren.

Am 24. Januar wurden die verschieden behandelten Zweige photographiert (s. Fig. 6). Bei den in Wasser vorbehandelten waren drei Endknospen stark ausgetrieben und bei einer davon die Blättchen schon entfaltet. Ganz ähnlich verhielten sich die Endknospen der in

Luft vorerwärmten; die Endknospe des vierten Triebes ist immerhin um etwa 1 cm gestreckt, während sie bei dem in Wasser vorerwärmten entsprechenden sich erst zu strecken beginnt. Auch die Seitenknospen zeigen, wie aus der Abbildung zu ersehen ist, in der Entwicklung keinen Unterschied. Bei den nicht vorerwärmten, also in Luft von 20° vorbehandelten Keimen begannen am 24. Januar, am Tage der Bildaufnahme, erst zwei Endknospen sich etwas zu strecken, alle übrigen Knospen schienen noch in Ruhe zu sein, mit Ausnahme der zwei unteren Seitenknospen eines Zweiges, die sich schon auffällig weit entwickelt hatten. Wodurch dieses ausnahmsweise Verhalten verursacht

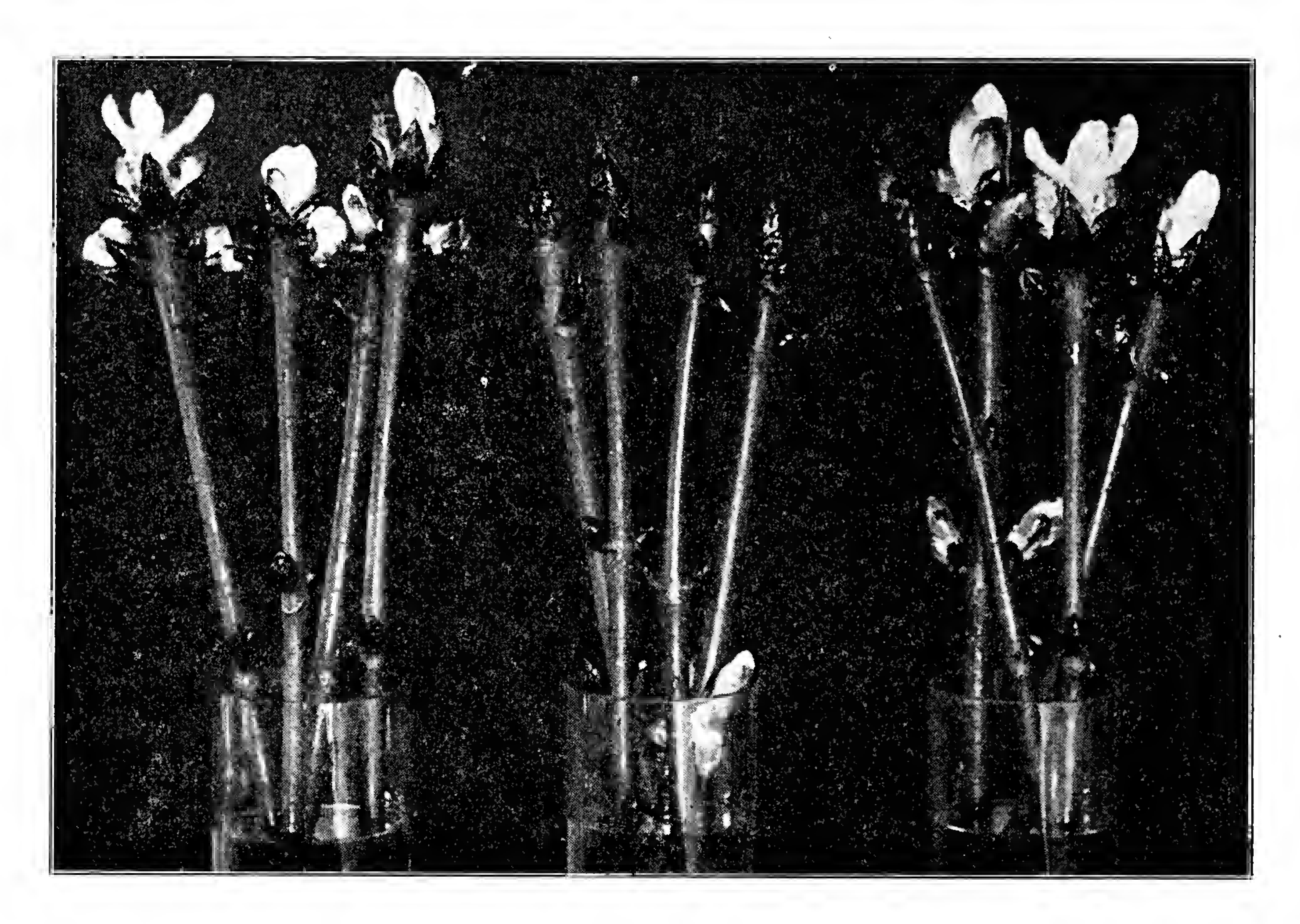


Fig. 6. Treibversuch mit Roßkastanienzweigen. Links in warmem Wasser, rechts in warmer Luft vorerwärmt, die mittlere Partie ohne Vorbehandlung. Versuchsbeginn 26. Dezember 1911, photographiert nach 29 Tagen.

wurde, vermögen wir nicht zu erklären, vielleicht daß hier eine zufällig eingetretene Veränderung an der Zweigstelle wirkte; möglicherweise haben wir aber auch damit zu rechnen, daß die Ruheperiode zur Zeit, als wir diesen Versuch anstellten, schon am Ausklingen war. 2—3 Wochen später haben dann auch die nicht vorerwärmten und die zwei ausnahmsweise zurückgebliebenen vorerwärmten schließlich das Stadium der Entwicklung erreicht, wie es für die ausgetriebenen vorerwärmten im Bilde dargestellt ist. Aus diesem Versuche geht aber

unzweideutig hervor, daß die warme Luft ebenso die Ruheperiode zu unterbrechen vermochte wie das warme Wasser.

D. Treibversuche mit anderen Pflanzen.

Versuch 25.

Mehrere der Erscheinungen, die wir früher bei Kartoffeln nachgewiesen haben, ließen sich jetzt, wie im vorstehenden gezeigt ist, auch bei Convallaria-Keimen, Flieder- und Roßkastanienknospen beobachten, so daß wir es sehr wahrscheinlich da und dort mit den gleichen Vorgängen zu tun haben und was wir bei einer Pflanze beobachten, mit gewissem Vorbehalte auch auf die anderen übertragen dürfen. Etwas hinderlich bei solchen Betrachtungen erschien uns noch der Umstand, daß bei den Kartoffeln der fördernde Einfluß des Warmbades auf das Austreiben bei den früheren Versuchen nicht zutage trat, ja sogar in gegenteiliger Richtung sich äußerte. Nun ist aber bekannt, daß ein solcher nachteilig wirkender Einfluß des Warmbades meist eintritt, wenn ein Pflanzenteil die Ruheperiode schon überschritten hat, und es war nicht ausgeschlossen, daß unsere diesbezüglichen Beobachtungen an Kartoffeln zu spät vorgenommen wurden. Deshalb wurden nochmals einige Beobachtungen über den Einfluß des Vorerwärmens auf das Austreiben von Kartoffelknollen angestellt.

Am 4. August 1910 wurde eine größere Anzahl Kartoffelknollen ausgegraben, eine Gruppe von 20 Knollen während 8 Stunden in Wasser von 38° C, eine zweite Gruppe in Luft von 38° vorerwärmt, eine dritte während der 8 Stunden in Wasser von Zimmertemperatur gelegt und eine vierte während der nämlichen Zeitdauer in Luft von Zimmertemperatur gelassen. Dann kamen alle Knollen sofort in frische Erde in den Keller, um das Austreiben beobachten zu können. Von den Beobachtungen mögen folgende hier Erwähnung finden. Am 17. August war noch kein Austreiben der Knospen bemerkbar, am 11. Oktober fanden sich Keime nur bei drei Knollen von Gruppe 1, also an den in Wasser vorerwärmten; die Keime besaßen eine Länge von 5, 10 und 13 cm. Bei den Knollen der übrigen Gruppen war jetzt noch kein Wachstum bemerkbar. Später keimte noch eine vierte Knolle von Gruppe 1, und im November kamen noch zwei Knollen von Gruppe 2 hinzu, während bei den nicht vorerwärmten Knollen bis dahin keine Keimung zu beobachten war. Dagegen begann bald auch bei den übrigen Knospen das Wachstum, so daß schon sämtliche Knollen am 10. Dezember Keime besaßen, die meisten ½ cm lang. Der Versuch läßt

erkennen, daß die betreffenden Kartoffelknollen eine deutliche Ruheperiode besaßen, und ferner, daß durch das Warmbad die Ruheperiode bei einem Teil der Knollen unterbrochen werden konnte.

Versuch 26.

Im Anschluß an die Versuche mit Convallaria-Keimen wurde auch ein Versuch über den Einfluß des Vorerwärmens auf das Austreiben von Iris-Rhizomen angestellt. Am 14. Dezember 1910 entnahm man 60 Rhizome von Iris pumila dem Garten und brachte sie in zwei gleiche Gruppen zu 30 Stück. Die erste Gruppe kam während 8 Stunden in Wasser von 35°, die zweite während der gleichen Zeit in Wasser von Zimmertemperatur zu liegen, worauf beide Gruppen in Holzkisten mit Erde ins Gewächshaus zu 12° gebracht wurden. Es trieben sowohl die vorerwärmten als auch die nicht vorerwärmten ziemlich gleichmäßig aus, vielleicht weil die Ruheperiode schon beendigt war. Hiermit würde wenigstens auch die weitere Entwicklung in Einklang stehen; denn ähnlich wie bei den zum Treiben gebrachten, schon aus der Ruheperiode getretenen Convallaria-Keimen, kommen auch hier bei den vorerwärmten Iris-Rhizomen Blätter und Blüten mehr gleichzeitig zur Entwicklung, während bei den nicht vorerwärmten die Blüten einen kleinen Vorsprung zeigten, dafür aber eine geringere Blattentwicklung eintrat. Am 24. November haben schon sieben der nicht vorerwärmten Rhizome Blüten hervorgeschoben, bei den vorerwärmten nur zwei. Am 6. März ist die Blüte auf dem Höhepunkt angelangt, von den vorerwärmten blühten nun alle Exemplare mit großen gleichmäßigen Blüten und durchschnittlich ½ cm längeren Laubblättern. Bei den nicht vorerwärmten sind vier Blüten schon verblüht, die anderen Pflanzen haben noch geschlossene Blüten. Hier ist also die Blütenentwicklung ungleichmäßiger und die Blattentwicklung geringer. Die vorerwärmten Iris waren jetzt entschieden schöner, die Blätter und Blüten schienen besser ernährt zu sein. Naturgemäß wird es auch bei Iris sehr darauf ankommen, in welchem Stadium die Treibversuche vorgenommen werden; bei Crocus, wo wir ähnliche Versuche vornahmen, hatte ein 8stündiges Warmbad bei 38° am 3. August 1910 ein kaum bemerkbares Resultat ergeben, ja die nicht gebadeten schienen sogar in der Bewurzelung und Entwicklung eher etwas besser zu stehen.

Versuch 27.

Nur ganz kurz möge hier ein Treibversuch mit Erdbeeren erwähnt werden. Am 11. November 1911 wurden von sechs in Töpfen

herangezogenen gleich beschaffenen Erdbeerpflanzen (Sorte Deutsch-Evern) drei während 10 Stunden in Wasser von 32° gebadet, die drei anderen nicht gebadet, und zwar wurde beim Baden in der Weise verfahren, daß nur der oberirdische Teil ins Wasser tauchte, der den Töpfen entnommene Ballen aber außerhalb des Wassers verblieb. Nachher kamen die Pflanzen, wieder in die Töpfe eingesetzt, in ein kleines Gewächshaus zu 15—20°. Die gebadeten Pflanzen zeigten eine etwas raschere Entwicklung der jungen Blätter; auch waren am 16. Dezember bei zwei Pflanzen Blüten zu beobachten, während bei den nicht gebadeten noch keine solchen zu sehen waren. Die Weiterentwicklung sämtlicher Pflanzen war aber eine unbefriedigende; die Blätter blieben klein und die Blüten setzten keine Früchte an, was zum Teil auf die ungenügenden Lichtverhältnisse zurückzuführen war, zum Teil aber wohl auch darauf, daß man diese Pflanzen in einem zu frühen Stadium der Ruheperiode zu treiben versucht hatte.

Es wurde daher der gleiche Versuch 3 Wochen später, am 5. Dezember, mit Pflanzen der gleichen Sorte wiederholt. Jetzt war das Treibresultat ein entschieden günstigeres. Sowohl die gebadeten als die nicht gebadeten zeigten ein besseres Wachstum als beim ersten Versuche, namentlich die gebadeten zeichneten sich nun durch schöne, gleichmäßige Entwicklung der Blätter aus. Eine Anzahl der gebadeten Blätter waren schon 10 cm lang, während bei den nicht gebadeten Pflanzen nur vereinzelte Blätter ausgetrieben hatten, von denen die längsten nur 5 cm lang waren. In der Blütenentwicklung zeigte sich diesmal kein Unterschied.

Wiederum 3 Wochen später, am 27. Dezember, wiederholte man den Versuch und erwärmte außerdem drei Pflanzen in der Weise, daß sie ganz, d. h. mitsamt den in den Töpfen bleibenden Wurzelballen, in Wasser von 32° getaucht wurden. Wiederum zeichneten sich die vorerwärmten Pflanzen durch rascheres und schöneres Austreiben vor den nicht gebadeten aus; anfangs verhielten sich die in verschiedener Weise vorerwärmten Partien gleich, später aber zeichneten sich die ganz untergetaucht gewesenen durch frühere Blütenbildung und etwas besseren Früchteansatz aus, so daß man Ende Februar an diesen die ersten reifen Früchte vorfand, an den gewöhnlich gebadeten aber noch nicht. Da das einfache Einstellen der im Topf gezogenen Erdbeerpflanzen in das erwärmte Wasser, dessen Temperatur dann allerdings nicht zu hoch sein darf, weniger Umstände verursacht als das bloße Baden der oberirdischen Teile und zudem ein besseres Resultat ergibt, wird es in der praktischen Erdbeertreiberei allein in Betracht kommen.

Versuch 28.

Von den weiteren Versuchen, die wir bezüglich des Treibens ausführten, sei endlich noch ein solcher mit Weinreben mitgeteilt. Es wurde dabei der Einfluß des Warmbades sowohl auf bewurzelte Reben, als auch auf abgeschnittene Rebschosse geprüft.

Von 10 abgeschnittenen Rebenschossen von im Weinberg stehenden Stöcken des Weißen Gutedel wurden am 10. November 1911 fünf während 10 Stunden in Wasser von 32° getaucht und dann wie die nicht gebadeten mit den unteren Enden in Gläser mit Wasser in ein kleines Gewächshaus gestellt, dessen Temperatur zwischen 15 und 20° schwankte. Am 21. Dezember, also 11 Tage später, war an den warmgebadeten Schossen ein Teil der Knospen in deutlicher Entwicklung, die Triebe hatten schon eine Länge von 1—2 cm erreicht, während bei den nicht vorerwärmten alle an der Luft befindlichen Knospen noch unverändert schienen. Am 6. Januar zeigten die warmgebadeten Schosse einen auffälligen Vorsprung. Die mit schönen grünen Blättchen versehenen neuen Triebe waren schon etwa 10 cm lang, während die Triebe bei den nicht vorerwärmten spärlicher erschienen und höchstens 4 cm lang waren. Mit der Zeit glich sich dann dieser Unterschied allerdings allmählich aus.

Ein ganz gleich ausgeführter, am 4. Dezember 1911 begonnener Versuch führte zu einem ähnlichen Resultat. Am 6. Januar zeigte sich hier ein deutlicher Unterschied zwischen den gebadeten und nicht gebadeten. Während bei den letzteren die Knospen zu dieser Zeit noch unverändert waren, hatten sich bei den warmgebadeten Sprossen acht Knospen zu kleinen Zweigen mit entfalteten Blättern entwickelt. Am 18. Januar war dann das Ergebnis ein auf den ersten Blick hervortretendes, indem an den warmgebadeten die neuen Triebe sich schön entwickelt hatten, an den nicht gebadeten dagegen die Blattentwicklung erst begann. Das Warmbad zeigt also bei den abgeschnittenen Rebschossen eine deutliche wachstumsfördernde Wirkung, was auch schon Ad. Stummer[1]) bei seinen Versuchen feststellte.

Eine praktische Bedeutung könnte dieses Verhalten erlangen, im Falle sich die Beobachtungen Reckendorfers[2]) bestätigten, nach denen

1) Im Jahresbericht des k. k. oenol. pomol. Institutes in Klosterneuburg bei Wien 1910/11, pag. 153.

2) Reckendorfer, Ferdinand, Zur kommenden Rebveredelung. Allgem. Weinzeitung 1912, pag. 85.

amerikanische Steckhölzer bei der Veredlung mit europäischen Reben viel günstigere Resultate ergaben, wenn die Unterlagen vor der Veredlung während 24 Stunden in Wasser von 37—38° C vorerwärmt wurden.

Es schien uns nun von Interesse, festzustellen, ob die gleiche Wirkung auch bei bewurzelten Reben eintritt; das Gegenteil von vornherein anzunehmen, lag kein Grund vor. Um diese Frage zu entscheiden, wurden daher gleichzeitig mit den Rebschossen jeweils auch bewurzelte Reben in den Versuch mit einbezogen. Man verwendete dazu gut ausgebildete Topfreben des Weißen Gutedels, also von der gleichen Sorte wie die abgeschnittenen Schosse. Am 10. November wurden drei solche Reben in der Weise vorerwärmt, daß der vorläufig nicht geschnittene oberirdische Teil der Rebe während 10 Stunden in gleichmäßig auf 32° erwärmtes Wasser tauchte, während das im Topf verbleibende Wurzelsystem in geeigneter Weise gegen eine vom Wasser ausgehende Erwärmung geschützt blieb. Nach dieser Behandlung kamen die Töpfe in das schon erwähnte kleine Gewächshaus zu stehen, sowie auch drei Topfreben, die nicht vorerwärmt waren. An allen Stöcken wurden dann die Triebe auf zwei untere Augen zurückgeschnitten, wobei ausdrücklich bemerkt sei, daß diese Augen bei den vorerwärmten Reben im warmen Wasser geweilt hatten.

Am 30. November war an diesen Rebstöcken noch kein Wachstum bemerkbar, von da an begann dann allmählich das Austreiben und am 18. Dezember hatten sowohl die warmgebadeten als auch die anderen ausgetrieben und zwar in ganz gleicher Weise. Die größten Blättchen waren schon etwa 3 cm lang. Am 21. Dezember besaßen die Triebe eine Länge von etwa 9 cm und je vier entfaltete Blättchen. Jetzt und auch bei der späteren Entwicklung zeigte sich kein Unterschied zwischen den gebadeten und nicht gebadeten Reben.

Am 4. Dezember, also gleichzeitig mit dem zweiten Versuche mit abgeschnittenen Rebschossen, wurden wiederum drei Topfreben in gleicher Weise, wie oben beschrieben, gebadet, während drei andere ohne Warmbad blieben. Am 18. Dezember zeigten diese in das kleine Gewächshaus gestellten Reben ein starkes Tränen und zwar bei den im Warmbad vorerwärmten stärker als bei den anderen. Am 21. Dezember war noch kein Austreiben zu bemerken, von da an begannen dann alle Reben gleichmäßig zu treiben, so daß am 6. Januar alle Knospen ausgetrieben waren und Triebe bis zu 11 cm Länge gebildet hatten. Auch diesmal zeigten die warmgebadeten keinen Vorsprung vor den nicht gebadeten, im Gegenteil standen letztere eher etwas besser.

Das verschiedene Verhalten der abgeschnittenen Sprosse und der mit dem Wurzelsystem in Verbindung gebliebenen ist nicht ohne Interesse; die mit den Sprossen erzielten Resultate hätten vermuten lassen, daß auch an den bewurzelten Stöcken das Warmbad eine Beschleunigung des Austreibens zu verursachen vermöchte. Wenn nun bei den bewurzelten Reben ein solcher Unterschied zwischen gebadeten und nicht gebadeten nicht eintrat, so ist dies vielleicht gerade der Wirkung des Wurzeldruckes zuzuschreiben, der eben durch das Warmbad nicht beeinflußt wurde und der verursachte, daß die nicht gebadeten bewurzelten Reben sogar früher austrieben als die warmgebadeten abgeschnittenen Sprosse. Nach den Versuchsergebnissen von Fr. Weber[1]) und Fr. Jesenko[2]) kann ein solcher wachstumsfördernder Einfluß des Wasserzudranges nicht überraschen.

E. Zusammenfassung und Schlußfolgerungen.

Im ersten, schon früher veröffentlichten Teil dieser Untersuchung wurde das Hauptgewicht auf die Vorgänge in ruhenden und keimenden Kartoffelknollen, sowie auf ihre Beeinflussung durch das Ätherisieren und das Warmbad gelegt. Die erzielten Resultate ließen es geboten erscheinen, diese Vorgänge auch bei anderen Pflanzenteilen, und zwar solchen, die sich besser als Kartoffeln zum Treiben eignen, einer gründlicheren Untersuchung zu unterziehen. Wir wählten hierfür in erster Linie die Maiblumenkeime, bei denen das Treibverfahren in Gärtnerkreisen sich schon eingebürgert hat, und stellten zunächst den Einfluß des Vorerwärmens auf die chemische Beschaffenheit bzw. den Zuckergehalt fest, sodann den Einfluß auf den Atmungsvorgang und parallel damit auch auf das Wachstum.

Der Erfolg des Warmbades auf das Wachstum könnte vielleicht zu der Anschauung führen, es werde durch dasselbe direkt eine Erhöhung des Zuckergehaltes der Maiblumenkeime herbeigeführt. Allein durch unsere Versuche konnten wir eine solche Zuckerzunahme nicht nachweisen, im Gegenteil, nach Versuch 2 und 9 fand eine Abnahme

1) Über die Abkürzung der Ruheperiode der Holzgewächse durch Verletzung der Knospen, bzw. Injektion derselben mit Wasser (Verletzungsmethode). Sitzungsber. der k. k. Akad. d. Wissensch., mathem.-naturwissensch. Klasse, Bd. CXX, Abt. I, März 1911.

1) Einige neue Verfahren, die Ruheperiode der Holzgewächse abzukürzen. Berichte der deutschen bot. Gesellsch. 1911, pag. 273.

des direkt reduzierenden Zuckers, auf den hier das Hauptgewicht gelegt werden muß, statt. Es wird eben durch die höhere, beim Warmbad einwirkende Temperatur nicht nur die Zuckerbildung durch Fermentwirkung gesteigert, sondern auch der Zuckerverbrauch durch Atmung und vielleicht auch, ähnlich wie bei den Kartoffeln, die Rückbildung des Zuckers in nicht direkt verwendbare Reservestoffe. Auch wird ja, was nicht zu übersehen ist, durch den Sauerstoffabschluß während des Warmbades die Fermentbildung eher etwas gehemmt, während der Verbrauch durch intramolekulare Atmung ausgiebig weiter stattfinden kann.

Anders ist natürlich das Resultat, wenn man die Keime erst einige Zeit nach dem Vorerwärmen während der Einwirkung der Treibtemperatur untersucht, da hat sich, wenigstens bei Einwirkung einer höheren Treibtemperatur, z. B. nach 4 Tagen, eine nicht unbeträchtliche Zunahme an direkt reduzierendem Zucker gezeigt, und zwar bei den vorerwärmten in höherem Grade als bei den nicht vorerwärmten, wenigstens während der Ruheperiode (Versuch 1 und 4). Da, wie wir später sehen werden, der Verbrauch durch Atmung bei den vorerwärmten nicht geringer, sondern größer ist, so muß auf eine Mehrbildung von Zucker oder aber auf eine verminderte Rückverwandlung von solchem in andere Substanzen (Nichtzucker), welch letztere Annahme mit den bei den Kartoffeln festgestellten Vorgängen eher in Einklang stünde, geschlossen werden.

Mit dem Ausklingen der Ruheperiode, wo die Fähigkeit der Rückbildung, nach den Versuchen mit Kartoffeln zu beurteilen, merklich geringer wird, ändern sich dann auch die soeben besprochenen Verhältnisse, wie aus Versuch 10 hervorgeht.

Die eben erwähnte stärkere Zuckeranhäufung ist nicht eine direkte Wirkung des Warmbades, sondern die Folge von durch das Vorerwärmen eingeleiteten Prozessen. Von Interesse ist hierbei, daß gleich behandelte Keime, wenn sie nach dem Warmbad nicht in ein warmes Treibhaus, sondern in einen kühleren Raum gebracht werden, diese Vermehrung des direkt reduzierenden Zuckers nicht zeigen. Es mag dies vielleicht in einem gewissen Zusammenhange stehen mit der später zu erörternden Erscheinung, daß das Warmbad als solches allein oft auch nicht ein beschleunigtes Wachstum zu verursachen vermag, sondern daß dazu auch noch eine erhöhte Treibtemperatur erforderlich ist.

Beim Lagern von Maiblumenkeimen bei 0° konnte bei einigen Versuchen (3 und 4) eine Zuckerspeicherung, ähnlich wie bei den

Kartoffeln, festgestellt werden; doch war sie hier geringer. Durch das Warmbad wurde dieser Vorgang nicht gefördert, sondern gehemmt (Versuch 4).

Auch bei den Kartoffeln konnten wir seinerzeit einen solchen hemmenden Einfluß des Vorerwärmens auf das Süßwerden beobachten. Es besteht hierin, wie wir schon im ersten Teil hervorhoben, kein Widerspruch gegen die vermehrte Zuckerbildung in den direkt auf das Warmbad folgenden Tagen. Bei Versuch 22 mit Flieder, wobei es sich allerdings nicht um das Süßwerden handelt, hat das Vorerwärmen sichtlich ebenfalls einen hemmenden Einfluß auf die Zuckerbildung ausgeübt; denn anders ist die Zuckerabnahme in den vorerwärmten Knospen gegenüber den nicht vorerwärmten nicht zu erklären.

Wir legen ein ganz besonderes Gewicht darauf, die Übereinstimmung dieser Vorgänge mit den bei den Kartoffeln festgestellten hervorzuheben und damit festzustellen, daß den durch zahlreiche Versuche belegten Resultaten bei Kartoffelknollen eine allgemeinere Bedeutung zukommt.

Auch Wundreiz vermag eine schwache Steigerung des Zuckergehaltes herbeizuführen. So war dies der Fall bei Versuch 6, wo allerdings die Atmung infolge niederer Temperatur bei den verletzten und nicht verletzten Keimen stark herabgesetzt war.

Wie bei den Kartoffelknollen, steigt auch bei den Maiblumenkeimen im allgemeinen der Gehalt an direkt reduzierendem Zucker, wenn die Ruheperiode am Ausklingen oder ganz abgeschlossen ist. Beim Treiben im warmen Gewächshaus nimmt dann der Gehalt anfänglich noch zu und zwar in den nicht vorerwärmten mehr als in den vorerwärmten Keimen (Versuch 10).

Der Atmungsvorgang der Maiblumenkeime wird durch das Vorerwärmen (bei 38°) gesteigert (Versuch 11 und 12), und zwar ist diese Steigerung, wie der letztere Versuch zeigt, eine länger andauernde. Es stimmt also bei den Maiblumenkeimen die Wirkung des Vorerwärmens auch in dieser Beziehung mit derjenigen bei den Kartoffeln überein (Versuch 10 und 11 der früheren Abhandlung). Die andauernd verstärkte Atmung bleibt dann nicht ohne Einfluß auf den Zuckergehalt, indem dieser beim Abschluß des Versuches bei den vorerwärmten Keimen niederer war als bei den nicht vorerwärmten, ganz übereinstimmend wie bei den Kartoffeln (I. Teil, pag. 335). Auch jene beim Ausziehen mit Wasser in die Lösung übergehenden Substanzen, die bei Erwärmen mit verdünnter Säure Zucker liefern (Glykoside usw.), haben

bei den vorerwärmten Keimen mehr abgenommen als bei den nicht vorerwärmten. Neben der gesteigerten Atmung wird nun auch das schon nach wenigen Tagen bemerkbare vermehrte Wachstum der vorerwärmten Keime beim Verbrauch der erwähnten Stoffe sich bemerkbar machen.

Daß die durch das Vorerwärmen verursachte Atmungssteigerung, die wir nun bei Kartoffeln und Convallaria-Keimen nachgewiesen haben, auch bei ruhenden Gehölzknospen eintritt, zeigt der Versuch mit Roßkastanienknospen (Versuch 23).

Bei unseren Versuchen und Darlegungen haben wir als selbstverständlich angenommen, daß während des Vorerwärmens selbst eine intensive Atmung stattfinde als Wirkung der hohen Temperatur. Es wurde dies dann bei Maiblumenkeimen noch direkt nachgewiesen (Versuch 13), wo bei 35^0 von den Keimen zirka doppelt soviel Kohlensäure ausgeschieden wurde wie bei 20^0.

Unsere, den Einfluß des Vorerwärmens auf das Treiben betreffenden Versuchsergebnisse können folgendermaßen gruppiert werden.

Bei den Versuchen über das Treiben von Maiblumenkeimen stellte sich heraus: 1. daß die Keime sich in den verschiedenen Abschnitten der Ruheperiode gegenüber dem Vorerwärmen und Treiben sehr verschieden verhalten, was übrigens zum Teil auch aus früheren Versuchen Anderer zu ersehen ist[1]). Während Ende Sommer die Keime sich nicht treiben ließen, selbst wenn sie vorerwärmt wurden, war gegen den Herbst (Oktober) durch Vorerwärmung die Treibfähigkeit zu erreichen, wogegen die nicht vorerwärmten selbst bei 26^0 nicht auswuchsen. Anfang November waren die Keime schon soweit verändert, daß sich auch ohne Vorerwärmung wenigstens einzelne bei 26^0 zum Wachstum bringen ließen und gegen Ende November, da offenbar die Ruheperiode am Ausklingen war, gelangten vorerwärmte und nicht vorerwärmte zum Austreiben.

2. In diesen Verhältnissen zeigen die Keime untereinander beträchtliche Verschiedenheiten, selbst wenn sie der gleichen Sorte angehören und unter ganz gleichen Verhältnissen herangezogen wurden. Treibt man solche Keime ohne Vorerwärmen gegen das Ende der

---

1) Es sei namentlich auf die umfassenden Versuche von H. Molisch (Sitzungsber. d. k. k. Akad. d. Wissensch. in Wien, mathem.-naturwissensch. Klasse, 1908 u. 1909) hingewiesen. Für das Ätherisieren hat Johannsen ein ähnliches Verhalten nachgewiesen (Das Ätherverfahren beim Frühtreiben, 2. Aufl., Jena 1906).

Ruheperiode, so werden die vorgerückteren wachsen, die in der Ruheperiode noch mehr zurückstehenden dagegen nicht austreiben. Man erhält ein sehr ungleiches, also ungünstiges Treibresultat. Durch das Vorerwärmen, z. B. bei 38°, werden diese Verhältnisse geändert, die vorgerückten werden eher zurückgehalten, bei den noch in der Ruhe befindlichen wird durch das Vorerwärmen das Austreiben ermöglicht, und es wird so ein gleichmäßiges Treibresultat erzielt.

3. Blüten und Blattanlagen verhalten sich gegenüber der Ruheperiode etwas verschieden. Zu einem gegebenen Zeitpunkte sind die ersteren im Ruhezustande vorgeschrittener als die letzteren. Treibt man Keime, die sich noch im Ausklingen der Ruheperiode befinden, ohne Vorerwärmen, so gelangen einzelne Blütenstände zur Entwicklung, während die Blätter unentwickelt bleiben. Wenn man solche Keime vorerwärmt, so werden dadurch auch viele Blattanlagen aus dem Ruhezustand gebracht und sich nun ebenso rasch entwickeln wie die Blütentrauben.

4. Es lassen sich bezüglich der verschiedenen Stadien des Ruhezustandes nicht bestimmte Daten angeben; denn je nach den äußeren Verhältnissen, namentlich nach der Jahreswitterung, kann die Tiefe der Ruheperiode ungleich sein, und diese zudem in verschiedene Zeiten fallen. Im Jahre 1911 war sie nicht nur tiefer, sondern auch später als 1910.

5. Um Maiblumenkeime vorzeitig mit Erfolg zu treiben, bedarf es außer des Warmbades auch einer nachfolgenden hohen Treibtemperatur im Gegensatz zu verschiedenen Gehölzen, die sich nach dem Warmbad dann auch bei tieferen Temperaturen treiben lassen [1]). Der technische Vorteil des Warmbades besteht also bei den Maiblumenkeimen nicht darin, daß man nach dem kurzdauernden Bad dann mit niederen Temperaturen, also mit weniger Heizmaterial auskommt, sondern darin, daß man bei der hohen Treibtemperatur nicht so lang treiben muß, als dies ohne Warmbad der Fall wäre, daß das Treiben früher möglich ist, bei allen Individuen gleichmäßiger stattfindet und Blätter und Blüten zu guter Entwicklung bringt. Ein Vorerwärmen während 8—12 Stunden in Wasser von 38° ergab uns bei Maiblumen während der eigentlichen Treibperiode gute Resultate, gegen das Ende der Ruheperiode dürfte

1) Molisch sagt diesbezüglich (Das Warmbad als Mittel zum Treiben der Pflanzen, pag. 21, Jena 1909): „Das Warmbad bietet auch darin einen großen Vorteil, daß die gebadeten Pflanzen sich bei relativ niederer Temperatur treiben lassen.“

ein Warmbad von 35° vorzuziehen sein. Zum Treiben ist eine Temperatur von ca. 26° zu empfehlen.

6. Bei Convallaria-Keimen blieb die entwicklungsfördernde Wirkung des Warmbades nicht latent erhalten, wenn sie z. B. 4 Wochen lang bei 14° aufbewahrt wurden, selbst dann nicht, wenn man den Versuch mit Keimen im besten Stadium anstellte, die bei sofortigem Treiben nach dem Warmbad eine ausgeprägte Wirkung desselben zeigten (Versuch 17).

7. Der Versuch, beim Warmbade nur die Knospen der Maiblumen einzutauchen, führte zwar auch zum Ziele, allein dieses physiologisch interessante Verfahren wäre praktisch ohne Vorteil.

Die Versuche über das Vorerwärmen und Treiben von Iris-Rhizomen haben ähnliche, wenn auch weniger ausgeprägte Verhältnisse ergeben, wie sie bei den Convallaria-Keimen festgestellt wurden. Hier sowohl wie bei den Erdbeerpflanzen hat das Vorerwärmen das Austreiben etwas begünstigt.

Bei den Kartoffeln, wo unsere früheren Treibversuche kein deutliches Ergebnis lieferten, hat sich diesmal das Vorhandensein einer Ruheperiode unzweifelhaft erkennen lassen; allerdings ist die Zeit der Ruheperiode und ihre Dauer je nach der Sorte, dem Jahrgang, ungleich und auch die Knollen des gleichen Saatgutes zeigen starke individuelle Verschiedenheit. Das Vorerwärmen ergab einen fördernden Einfluß auf das Austreiben und zwar sowohl dann, wenn es in warmem Wasser, als auch in warmer Luft stattfand, doch erwies sich das Warmbad als wirksamer.

Bei Roßkastanienknospen, bei denen das Treiben durch ein Warmbad ebenfalls sehr deutlich gefördert wurde, war die Wirkung fast die gleiche, ob die Erwärmung in Wasser von 38° oder in Luft von gleicher Temperatur vorgenommen wurde.

Unter den verschiedenen Gehölzen, die wir noch zu Versuchen verwendeten und die Erfolge des Warmbades ergaben, mögen hier noch kurz Forsythia und Syringa angeführt sein. Bei Forsythia zeigte sich das ungleiche Verhalten der Blatt- und Blütenanlagen, wie es sich auch bei Convallaria-Keimen herausstellte, oft recht deutlich. Die Blüten treten ebenfalls früher aus der Ruhe. Treibt man Forsythia-Zweige etwa Mitte Dezember ohne Warmbad, so kommen die Blüten zum Vorschein, die Blätter aber, noch in der Ruheperiode weilend, treiben meist nicht aus. Unterwirft man gleiche Zweige einem Warmbad von 38°, so erweist sich dieses beim Treiben als für die vorge-

rückteren Blüten schon etwas nachteilig, während es nun ein schönes Austreiben der Blätter zur Folge hat.

Von den Resultaten mit Syringa, die manches schon Bekannte bestätigten, sei an dieser Stelle hervorgehoben, daß abweichend von dem Verhalten der Convallaria-Keime die wachstumsbegünstigende Wirkung des Warmbades auch bei einer nachfolgenden niederen Temperatur (15—20° C) deutlich zur Geltung gelangte.

Auch bei vom Stock getrennten Rebschossen ließ sich ein wachstumsfördernder Einfluß des Warmbades deutlich erkennen. Unerwarteterweise trat dieser aber bei bewurzelten Reben nicht zutage, wohl weil durch eine andere Ursache, nämlich durch den schon tätigen Wurzeldruck, die Ruhe der Knospen aufgehoben wurde.

Die winterliche Ruheperiode, mit der unsere Untersuchung sich allein befaßte, ist bekanntlich nur ein Spezialfall des durch verschiedene Ursachen (Kälte, Wärme, Trockenheit) herbeigeführten Wachstumsstillstandes bei Pflanzen. Nach dem heutigen Stande unserer Kenntnisse wird die Winterruhe nicht durch die niedere Temperatur allein verursacht, sondern sie stellt sich auch dann ein, wenn man die Pflanzen während des Winters in Räume mit für das Wachstum günstigsten Wärme- und Feuchtigkeitsverhältnissen bringt. Es beruht demnach der Wachstumsstillstand auf einer inneren Beschaffenheit der Pflanze, oder genauer ausgedrückt des Protoplasmas der Sproßanlagen und einiger anderer Meristeme. Über die tieferen Gründe der Ruheperiode, also über die Ursachen, warum z. B. das Wachstum von Sproßgipfeln während einiger Monate des Winters stillsteht, um hernach bei gleichen äußeren Umständen weiterzuschreiten, wollen wir uns hier nicht eingehender äußern. Wenn auch unsere Arbeit etwas zur Lösung dieses Problems beitragen soll, so sind wir uns doch bewußt, noch weit von einem vollen Verständnis entfernt zu sein.

Die winterliche Ruheperiode denken wir uns in der Weise entstanden, daß bei vielen Pflanzen gewisser Gebiete, bei denen durch die winterliche Kälte alljährlich das Wachstum während einiger Monate gehemmt wurde, diese Erscheinung im Laufe langer Zeiten schließlich im Protoplasma fixiert wurde und nun erblich ist, so daß der Stillstand auch dann eintritt, wenn der Einfluß der Winterkälte wegfällt. Es ist aber ganz wohl denkbar, daß bei den verschiedenen Gewächsen diese Fixierung in ungleich hohem Grade eintrat, ja daß sie bei

manchen Gewächsen der gleichen Gegend ganz ausblieb. So finden sich ja auch bei uns Gewächse, die den ganzen Winter hindurch, sowie die Temperatur einigermaßen über 0° steigt, ihr Wachstum fortsetzen (Bellis perennis, Senecio vulgaris, Stellaria media). Andere zeigen eine deutlich ausgeprägte Ruheperiode, jedoch von kürzerer Dauer wie z. B. Haselnuß und Weiden, Kartoffel, bei anderen noch ist sie langandauernd, tiefer und läßt sich selbst durch Ätherisieren oder Warmbad kaum aufheben (z. B. Buche).

Wie sehr übrigens selbst an demselben Zweige die verschieden ausgebildeten Knospen hinsichtlich der Ruheperiode sich verschieden verhalten können, zeigte S. Simon[1]). Wenn die mehrjährigen Basalknospen jederzeit zum Austreiben gebracht werden können, so beweist das nicht, daß sie keine Ruheperiode haben, sondern sie sind, wie der genannte Autor dartut, schon lange aus der Ruheperiode ausgetreten und nur aus anderen Gründen nicht zur Entwicklung gelangt. Die Erfolge der Schneidelungsversuche H. Dingler's[2]) beruhen offenbar auf ähnlichen Verhältnissen. Bei den, nach dem im Sommer vorgenommenen Schneideln (eine Art Entblättern) neu wachsenden Trieben ist natürlich die ganze Entwicklung künstlich verschoben, und es kann nicht überraschen, daß auch die Ruheperiode an den Knospen dieser Triebe später eintritt als an den übrigen. Bei teilweise geschneidelten Bäumen tritt dann recht deutlich hervor, daß man im Grunde nicht von der Ruheperiode eines Baumes, sondern nur von der Ruheperiode einzelner Knospen oder anderer Meristempartien sprechen kann. Das tritt auch deutlich hervor bei Betrachtung der Versuchsergebnisse von G. Klebs[3]), der in seiner Arbeit vielleicht zu scharf das Fehlen einer Ruheperiode aus inneren Gründen hervorhebt. Wenigstens dürfte es heute noch verfrüht sein, die Erscheinung restlos auf chemisch-physikalische Gründe zurückführen zu wollen, wenn dies auch unser Bestreben bleiben muß.

---

1) Untersuchungen über das Verhalten einiger Wachstumsfunktionen, sowie der Atmungstätigkeit der Laubhölzer während der Ruheperiode. Jahrb. f. wissensch. Bot. 1906, Bd. XLIII, pag. 1.

2) Versuche über die Periodizität einiger Holzgewächse in den Tropen. Sitzungsber. d. kgl. bayr. Akad. d. Wissensch., mathem.-physikal. Klasse, pag. 127, 1911.

3) Über die Rhythmik in der Entwicklung der Pflanzen. Sitzungsber. der Heidelberger Akad. d. Wissensch., mathem.-naturwissensch. Klasse, 23. Abhandlung, 1911.

Wir gelangen vorläufig eher zu der Anschauung, daß nicht nur Veränderungen in den Stoffwechselvorgängen beim Zustandekommen der Ruheperiode in Betracht kommen, sondern daß auch ein gewisser stabiler Zustand des Protoplasmas dabei eine Rolle spielt. Es liegt in der Natur der Sache, daß gerade der letztere Einfluß sich schwer wird direkt nachweisen lassen, während die Änderungen im Stoffwechsel experimentell eher zu fassen sind.

Daß in ruhenden Pflanzenteilen nur das Wachstum zum Stillstand gebracht ist, während chemische Umsetzungen verschiedener Art selbst in der tiefsten Ruhe weiterschreiten, ist bekannt. Unsere im ersten sowie in diesem zweiten Teil mitgeteilten Versuchsergebnisse haben nun den Beweis geliefert, daß durch das Warmbad in ruhenden Pflanzenteilen nicht nur das Wachstum in Gang gesetzt wird, sondern daß auch die Stoffwechselvorgänge eine Änderung erfahren. Man kann sich nun ganz wohl vorstellen, daß gerade diese Änderung der Stoffwechselvorgänge für das Wachstum erforderlich ist, daß aber andererseits auch die Aufhebung des stabilen Gleichgewichtszustandes des Protoplasmas gestört werden muß, daß also beide Bedingungen erfüllt sein müssen, um einen ruhenden Pflanzenteil zum Wachstum zu veranlassen. Ob die durch das Warmbad direkt herbeigeführte gesteigerte Atmung und andere Stoffwechseländerungen an und für sich den stabilen Zustand des Protoplasmas aufzuheben vermögen, ist nicht ausgeschlossen; andererseits ist aber sicher, daß das einmal in Gang gesetzte Wachstum dann die Stoffwechselvorgänge stark beeinflußt. Die kurz nach dem Warmbad vorgenommene Untersuchung, also zu einer Zeit, da noch keine Wachstumsänderung stattgefunden haben kann, weist aber unzweifelhaft darauf hin, daß die erwähnten Änderungen im Stoffwechsel wenigstens im Anfang unabhängig von Wachstumsvorgängen sind.

Um zu einer richtigen Würdigung dieser Feststellungen zu gelangen, darf nicht unberücksichtigt bleiben, daß die von uns erwiesenen Änderungen der chemischen Vorgänge nicht allein die ruhenden Meristempartien betreffen, sondern zum Teil auch angrenzende, nicht mehr wachstumsfähige Gewebe, Teile von Reservestoffbehältern usw., und daß andererseits Änderungen im Stoffwechsel durch das Warmbad auch in aus der Ruhe herausgetretenen Pflanzenteilen verursacht werden. Immerhin ist hier die Änderung, wenigstens zum Teil, anderer Art.

Das Warmbad übt, wie wir namentlich in der ersten Abhandlung dargetan haben, unzweifelhaft eine sofort zur Geltung kommende Reizwirkung auf das Protoplasma aus, es zeigt sich dies in einer plötzlichen, aber kurz andauernden beträchtlichen Steigerung der Atmung. Dieser

Reiz ist es wohl, der das Protoplasma aus dem stabilen Gleichgewicht bringt. Die weiteren auf diesen Anstoß folgenden Geschehnisse, also das, was erst einige Tage nach dem Warmbad zu beobachten ist, wie die anhaltende, wenn auch nicht mehr so bedeutende Atmungssteigerung, die verminderte Fähigkeit der Zellen, Zucker aus Stärke oder anderen nicht direkt verwendbaren Stoffen zu bilden, sodann die geschwächte Rückbildung von Zucker in diese Substanzen, ähnliche, die Stickstoffverbindungen betreffenden Änderungen, sind wohl von jenen sofort auftretenden Reizwirkungen zu trennen. Vielleicht sind sie nachträgliche Folgewirkungen dieser, möglicherweise aber ebenfalls direkte Folgen des Vorerwärmens, nämlich solche, die sich auf eine längere Periode erstrecken und im Anfange durch die direkten Reizwirkungen verdeckt werden. Diese Erscheinungen, die mit den bei der natürlichen fortschreitenden Entwicklung, dem Älterwerden der Organe auftretenden Ähnlichkeit besitzen, können in gewissem Sinne als die Folgen einer durch einen starken Reiz zustande gekommenen Schwächung der Protoplasten aufgefaßt werden.

Die Vorgänge, die bei ruhenden Organen erst infolge einer Reizwirkung ausgelöst werden, kommen später ohne eine solche zustande. Bei einer aus dem Ruhezustande ausgetretenen Knospe ist die ersterwähnte, das Protoplasma aus dem stabilen Zustande bringende Reizwirkung, nicht mehr erforderlich; es kann dann ein solcher starker auf das Protoplasma einwirkender Reiz sogar nachteilig sein, worauf ja verschiedene Versuche hinweisen. Infolge des vorgerückteren Entwicklungszustandes (Alters) ist aber auch die Fähigkeit (Kraft) des Protoplasmas, die plastischen Substanzen zu fixieren, ohnehin etwas geringer geworden.

Das Ingangsetzen des Wachstums selbst kann man sich ganz wohl in der Weise vorstellen, daß die ersterwähnte Reizwirkung, die das Protoplasma aus dem stabilen Zustande der Ruhe bringt und der die vorübergehende starke Atmungssteigerung am ersten Tage zuzuschreiben ist, auch den Anstoß zum Wachstum gibt, die dem Wachstum entgegenstehenden Hemmungen auslöst. Doch läßt sich dies kaum nachweisen, da die in der kurzen Zeit von 1—2 Tagen stattfindenden ersten Wachstumsvorgänge jedenfalls nur äußerst gering sein werden. Man wird daher vorläufig wenigstens mit gleicher Berechtigung die Anschauung hegen können, daß das Wachstum erst die Folge der wegen der Reizwirkung veränderten Stoffwechselvorgänge sei und namentlich gefördert werde durch die erwähnten andauernden Änderungen,

die sich u. a. zeigen in vermehrtem Löslichwerden und verminderter Fähigkeit der Fixierung der Baustoffe.

Es kann nicht überraschen, daß nicht nur das Warmbad die vorerwähnten Wirkungen ausübt, sondern daß auch andere starke Einflüsse in ähnlichem Sinne auf die Protoplasten einwirken, wie Kälte, vermehrte Wasserzufuhr, Austrocknen, Äther, Alkohol, Verletzungen usw. Alle diese Reize, von denen bekannt ist, daß sie die Wachstumsruhe von Knospen zu unterbrechen vermögen, haben wohl auch eine sofortige Atmungssteigerung zur Folge; es ist dies nun bei fast sämtlichen direkt erwiesen. Ebenso werden jene Änderungen im Stoffwechsel, die wir als Wirkungen des Warmbades und der Kälteeinwirkung bei verschiedenen Pflanzen nachgewiesen und die Johannsen für das Ätherisieren dargetan, nach unserer Überzeugung auch bei den übrigen erwähnten Eingriffen sich einstellen.

Schweizerische Versuchsanstalt in Wädenswil, März 1912.

Druck von Ant. Kämpfe, Jena.

Eingegangene Literatur.

1) C. Börner, Eine Flora für das deutsche Volk. R. Vogtländer's Verlag, Leipzig. Preis: geb. M. 6,80.

2) Cohn's Beiträge zur Biologie der Pflanzen. Herausgegeben von F. Rosen, Bd. IX, Heft 1. J. U. Kern's Verlag (Max Müller), Breslau. Enthält: B. Kabus, Neue Untersuchungen über Regenerationsvorgänge bei Pflanzen; H. Thiessen, Über die im Pflanzengewebe nach Verletzungen auftretende Wundwärme; R. Schaede, Zur Biologie einiger xerophiler Farne; K. Hecht, Studien über den Vorgang der Plasmolyse.

3) H. Cossmann, Deutsche Flora. 4. Aufl. Mit 884 Abbildungen. Breslau 1911, Verlag von Ferd. Hirt. Preis: geb. M. 7,50.

4) W. Gothan, Aus der Vorgeschichte der Pflanzenwelt. (Naturwiss. Bibliothek für Jugend und Volk. Herausgegeben von K. Holter und G. Ulmer.) Verlag von Quelle & Meyer, Leipzig. Preis: geb. M. 1,80.

5) R. T. Günther, Oxford gardens. Oxford 1912, Panker & Son.

6) P. Graebner, Die Entwicklung der deutschen Flora. Leipzig 1912, R. Voigtländer's Verlag. Preis: M. 2,—.

7) A. Guillermond, Les levures. Avec 165 figures dans le texte. Paris, Octave Doin et fils éditeur (Encyclopédie trientifique). 5 Frcs.

8) A. Heimerl, Schulflora von Österreich. Zweite verbesserte und vermehrte Auflage. Mit 1669 Abbildungen in 562 Figuren. Wien 1912, Verlag von A. Pichler's Witwe & Sohn. Preis: geb. M. 5,—.

9) G. Lindau, Kryptogamenflora für Anfänger. Bd. II: Die mikroskopischen Pilze. Mit 558 Abbildungen im Text. Verlag von Julius Springer, Berlin. Preis: M. 8,—.

10) R. Meißner, Die Schutzmittel der Pflanzen. (Naturwiss. Wegweiser, Serie A, Bd. XXV. Herausgegeben von K. Lampert.) Verlag von Stricker & Schröder, Stuttgart. Preis: geh. M. 1,—.

11) Fr. Meister, Die Kieselalgen der Schweiz. Mit 48 Tafeln. (Beiträge zur Kryptogamenflora der Schweiz, Bd. IV, Heft 1.) Bern 1912, Verlag von K. J. Weps. Preis: M. 16,—.

12) H. Miehe, Zellenlehre und Anatomie der Pflanzen. Mit 79 Abbildungen. (Sammlung Göschen.) Leipzig 1911, G. J. Göschen'sche Verlagshandlung. Preis: geb. M. —,80.

13) M. Möbius, Mikroskopisches Praktikum für systematische Botanik (I. Angiospermae). Mit 150 Abbildungen im Text. Verlag von Gebr. Bornträger.

14) A. Nathanson, Allgemeine Botanik. Mit 4 farbigen und 5 schwarzen Tafeln und 394 Abbildungen im Text. Leipzig 1912, Verlag von Quelle & Meyer.

15) M. Nordhausen, Morphologie und Organographie der Pflanzen. Mit 129 Abbildungen. (Sammlung Göschen.) Leipzig 1911, G. J. Göschen'sche Verlagshandlung. Preis: geb. M. —,80.

16) B. Plüss, Blumenbüchlein für Waldspaziergänger. 3. Aufl. Herder'sche Verlagshandlung, Freiburg. Preis: M. 2,20.

17) E. Rübel, Pflanzengeographische Monographie des Berninagebietes. Mit einer synökologischen Karte, einem farbigen Kunstdruck, 58 Vegetationsbildern und 20 Textfiguren. Leipzig 1912, Verlag von W. Engelmann. Preis: M. 8,—.

18) C. K. Schneider, Illustriertes Handbuch der Laubholzkunde. 12. (Schluß-) Lieferung. Mit 144 Abbildungen im Text. Jena 1912, Verlag von Gustav Fischer. Preis: M. 8,—.

Desgl. Register. Preis: M. 5,—.

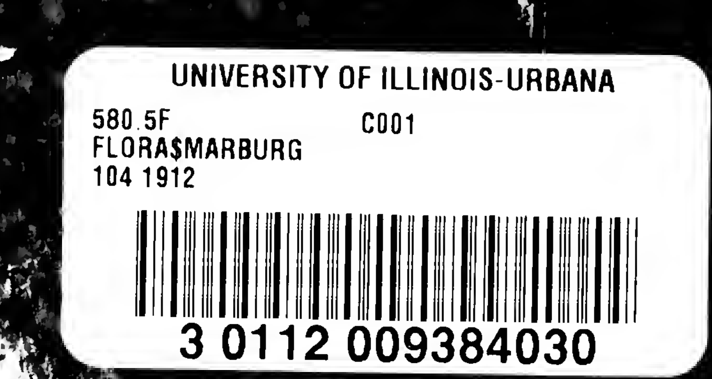
19) F. Söhns, Unsere Pflanzen, ihre Namenerklärung und ihre Stellung in der Mythologie und im Volksaberglauben. 5. Aufl. Leipzig und Berlin 1912, Verlag von B. G. Teubner. Preis: M. 3,—.

20) Wünsche-Schorler, Die Pflanzen des Königreichs Sachsen. Zehnte, neubearbeitete Auflage. Mit einem Bildnis O. Wünsche's und 623 Abbildungen im Text. B. G. Teubner's Verlag, Leipzig. Preis: M. 4,80.

21) W. Zimmermann, Die Formen der Orchidaceen Deutschlands, Deutsch-Österreichs und der Schweiz. Kurzer Bestimmungsschlüssel. Berlin 1912, Selbstverlag des deutschen Apotheker-Vereins.







UNIVERSITY OF ILLINOIS-URBANA
580.5F
C001
FLORA$MARBURG
104 1912
3 0112 009384030